

Lilian Sayuri Ouchi de Melo

A similaridade no uso do microhabitat por girinos (Amphibia, Anura)
reflete processos ecológicos ou filogenéticos?

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biologia Animal, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Área de Concentração – Ecologia e Comportamento, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de São José do Rio Preto.

Orientador: Prof^ª. Dr^ª. Denise de Cerqueira
Rossa-Feres

São José do Rio Preto
2014

Melo, Lilian Sayuri Ouchi de.

A similaridade no uso do microhabitat por girinos (Amphibia, Anura) reflete processos ecológicos ou filogenéticos? / Lilian Sayuri Ouchi de Melo. -- São José do Rio Preto, 2014

73 f. : il., tabs.

Orientador: Denise de Cerqueira Rossa Feres

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas

1. Ecologia animal. 2. Girino – Mata Atlântica. 3. Nicho (Ecologia) 4. Ecossistemas. 5. Biodiversidade. I. Rossa-Feres, Denise de Cerqueira. II. Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho". Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas. III. Título.

CDU – 591.5

Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca do IBILCE
UNESP - Câmpus de São José do Rio Preto

Lilian Sayuri Ouchi de Melo

A similaridade no uso do microhabitat por girinos (Amphibia, Anura)
reflete processos ecológicos ou filogenéticos?

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biologia Animal, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Área de Concentração – Ecologia e Comportamento, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de São José do Rio Preto.

Comissão Examinadora

Prof^ª. Dr^a. Denise de Cerqueira Rossa Feres
UNESP – São José do Rio Preto
Orientador

Prof. Dr. Ricardo Janinni Sawaya
UNIFESP – São Paulo

Prof. Dr. Fabrício Barreto Teresa
UEG - Porangatu

São José do Rio Preto
28 de fevereiro de 2014

*"Prezo insetos mais que aviões.
Prezo a velocidade
das tartarugas
mais que a dos mísseis.
Tenho em mim
esse atraso de nascença.
Eu fui aparelhado
para gostar de passarinhos.
Tenho abundância
de ser feliz por isso.
Meu quintal
É maior do que o mundo."*

Manoel de Barros

Dedico esta dissertação à todos que acreditam e confiam em mim...

AGRADECIMENTOS

Certamente tudo que escreverei aqui não é nem metade do devo à todos vocês. Sou extremamente grata à todos os ensinamentos deste caminho trilhado e espero continuar aprendendo mais e mais a cada dia.

Cada pessoa que passou por meu caminho desde a elaboração do projeto que deu origem à esta dissertação teve uma grande importância, começando por quem acolheu uma recém formada ainda meio perdida neste mundo acadêmico...sim era ela, quem hoje é mais do que minha orientadora, é uma amiga, conselheira e até um pouquinho de mãe... Certamente toda a admiração que possuo pela pessoa e pesquisadora que é começou ainda na graduação e só foi aumentando com o passar dos anos...Professora Denise, só tenho a agradecer cada palavra, cada ensinamento, cada discussão, acadêmica ou não, devo agradecer até as "brincas" pois graças à elas hoje me sinto mais certa do que quero, não completamente, porque acho que um pouquinho de dúvida sempre fará parte de mim, o que não considero ruim, pois me faz sempre ter um plano B, mas certamente hoje já tenho o plano A...Espero que um dia eu seja pelo menos uma pequena parte de tudo o que você representa para mim, um exemplo de ética, comprometimento, seriedade, empolgação (sim, empolgação, não conheço ninguém mais animado com o que faz). Você tem o dom de transformar o complexo em simples e isso me lembra uma frase que li à tempos em que Einstein dizia: *"If you can't explain it simply, you don't understand it well enough"*. E você tem a capacidade de entender o complexo e explicá-lo da maneira mais simples possível que acaba até parecendo óbvia...mas certamente não é! Muito obrigada, por tudo, sempre! Tenho um carinho muito grande por você professora!

Durante a elaboração do meu projeto de mestrado, contei com a ajuda de um amigo, que mais tarde se tornaria não só colaborador deste trabalho mas mais do que isso, o Thiago Gonçalves Souza - Toyoyo, meu "co-orientador" entre aspas porque não foi oficial, mas funcionalmente teve um papel fundamental nessa etapa que se conclui. Sempre disposto a me ajudar, respondendo e-mails mil, sempre com animação e com um sorriso no rosto, me recebeu em Campinas várias vezes reservando a semana para me atender, de ouvidos dispostos à todo drama acadêmico, ouviu até meus xorrôs e acompanhou os sorrisos e animação quando eu via algo dar certo. Toyoyo, você me ensinou a olhar a ecologia de uma maneira diferente, não sei explicar ao certo, mas acredito que é como ver o mar pela primeira vez, na telinha da tv é uma coisa mas ao

sentir a brisa do mar, o cheiro da praia a emoção é outra...e hoje a ecologia é assim pra mim, tem algo a mais, não é só rodar a análise e ver o resultado, o mais legal está por trás de tudo isso...e é esse por trás que nos instiga, nos fascina, nos faz continuar e também nos dá muitooooo trabalhooooo...hahahaha...porque enxergar através das coisas exige quase que uma capacidade sobrenatural, mas que com muito treino e perseverança sei que todos somos capazes de chegar lá! =) =) =) Muitas carinhas felizes, espero estar chegando perto, como "boa menina", do "rato" verdadeiro, hahahaha! Muito obrigada, mesmo! Sou extremamente grata pelo tanto que me ajudou e me fez crescer!

Ter o apoio da minha família nesta jornada fez toda a diferença, sem dúvida só cheguei até aqui devido ao apoio, principalmente de minha mãe, Sumie Ouchi. Meu muito obrigada à minha avó Shime "batian" por desde pequenininha me ensinar o valor do estudo. Batian, pra mim você é um exemplo de sabedoria e inteligência, um dia quem sabe, daqui muito estudo ainda, eu fico inteligente igual a você! Minha tia e madrinha, Aia Ouchi também foi essencial nessa jornada, muito obrigada "netian" por todo apoio sempre. Devo agradecer à minha irmã Rafaela que apesar de ter como sua diversão maior me pentelhar torna meus dias mais engraçados e felizes. Amo vocês.

O exame de qualificação foi fundamental para que o primeiro capítulo desta dissertação se tornasse viável. Quero agradecer as valiosas considerações da banca (Prof^a Dr^a Lilian Casatti e Dr^a Monica Ceneviva Bastos) por ajudarem a tornar este trabalho melhor.

Agradeço ao Programa de Pós Graduação em Ecologia da UNICAMP por me dar a oportunidade de cursar uma das melhores disciplinas da minha vida (Tópicos Avançados em Ecologia Filogenética e Funcional). Com certeza o que aprendi em oito dias eu levarei durante todo o meu caminho dentro da academia. Sou extremamente grata à todos os professores, Zé Alexandre (Diniz-Filho), Thiago Rangel, Thomas Lewinsohn, Leandro Duarte, Thiago Quental, Marcão (Marcus Cianciaruso), André Freitas, Valério Pillar por cada palavra, cada ensinamento, cada sugestão...em especial agradeço ao Leandro Duarte e ao Marcão por terem despendido algumas horinhas para conversar sobre o segundo capítulo que compõe esta dissertação, busquei implementar as sugestões da melhor maneira possível, muito obrigada!

Agradeço também aos colegas da disciplina Tópicos Avançados em Ecologia Filogenética e Funcional da UNICAMP, especialmente ao Marcos Carlucci, Vinicius Marcílio e Verônica Thiemi, por cada discussão teórica, pela paciência com uma

menina que sabe pouco de estatística e por cada risada durante as quase 12 horas diárias de curso! Vocês foram sensacionais. Adorei conhecer cada um de vocês.

O meu muitíssimo obrigada a dois professores da UNILA, Cleto Kaveski e Luiz Roberto Faria Jr. (Nuno), por toda a ajuda com livros, artigos e até algumas breves discussões ecológico-filosóficas. Sou muito grata pela ajuda de vocês. Certamente um pouquinho do que me ensinaram está nesta dissertação.

Desde já quero agradecer aos membros da banca (Profº Drº Fabrício Teresa e Profº Drº Ricardo Sawaya). Sou muito grata por terem aceitado este convite. Certamente vocês são grandes exemplos de pesquisadores os quais tenho grande admiração pelo trabalho que desenvolvem dentro da ecologia. Com certeza aprenderei demais com a contribuição de vocês nesta dissertação.

Muito obrigada à todos do laboratório de Ecologia Teórica: Dioguinho, Fabi, Cássia, Verônica, Mainara, Curita, Carlão, Thiago, Thiaguinho, Paquito, Lara, Michel, Nandão, Katiuce, Mariluce, Thaís, Cristiano e Geise, com certeza os dias de trabalho se tornaram menos pesados pela descontração do dia a dia com vocês!

Agradeço também à todos os funcionários do Parque Estadual da Serra do Mar (Jane, Solange, Marquinho, Carol, Seu Roberto, Cristo, Juscelino, Silas) por estarem sempre dispostos a nos ajudar. Vocês foram fundamentais para que essa pesquisa desse certo. Muito obrigada.

Os amigos são muitos, então vamos por partes:

Aos amigos do PPG em Biologia Animal que certamente tornam o Ibilce e as disciplinas muito mais divertidos: Felipe, Mônica, Fabi, Jaque, Urubatan, Azeitona, Eliseu, Zezão, Angélica, Érik, Alessandra, Nati e muitos outros que com certeza esqueci de citar...Muito obrigada!

À minha amiga de gordices da alta gastronomia Daya, só tenho a agradecer cada quilinho ganho depois que você saiu da biologia e resolveu virar Chef de Cozinha, com certeza minha vida é mais feliz com você fazendo parte dela. Muito obrigada por tudo Daya, você é muito querida!!!

Ter amigos mais "velhos" nos trás a voz da sabedoria, quando resolvi prestar o mestrado com certeza as palavras de três grandes amigos foram fundamentais para dar um empurrãozinho nesta escolha, Rodrigo Zieri (Nego, Negão ou Pretinho), Adriano Mondini (Dri) e Luis Gustavo (LG) com certeza vocês fizeram e fazem a diferença em minha vida, amo vocês! Super Obrigada!

À eterna turminha luz (Raduan, Aline Chimello - Bá, Diego - Di, Dri, Nego e Gorgon) também não poderia deixar de ser lembrada, uma vez que trouxeram mais brilho e mais alegria aos meus dias. A vida ao lado de vocês é mais leve, mais colorida, devo a vocês cada sorriso nos momentos de desespero (e foram tantos, lembram?), e cada gargalhada nos momentos mais inusitados, só vocês para me fazem rir até doer a barriga...ao lado de vocês eu não chorava, suava pelos olhos, afinal a Magali aqui sofre de menopausa precoce! Obrigada Sempre!

Ao pão das casas bahia (Felipe Matsubara) por simplesmente conseguir trazer o riso em qualquer momento da vida. Fe, você me ensinou que aconteça o que acontecer nenhum drama deve tirar-nos o sorriso dos lábios. E sempre que algo me aflige com certeza penso que nada é maior do que a nossa felicidade, então vou logo botando um sorriso no rosto e seguindo em frente, que é o que devemos sempre fazer, não é mesmo?!

À equipe Picinguaba (Mainara, Cássia e Michel), que mais do que equipe, virou a família Picinguaba. Nossa, com certeza não poderia existir equipe melhor. Cada vez que paro para pensar nas nossas viagens de trabalho, lembro de tanta coisa boa! E claro, se não fossem vocês, ou melhor o Rafael, era pra eu estar até hoje atolada naquele brejo com a cabeça rachada! Meninas, Má e Acássia ainda bem que encontrei vocês, vocês fazem diferença no meu dia a dia no lab. Obrigada por tudo, e me desculpem por qualquer coisa!

Às AMIDAS (Lara, Anne e Mel) sempre unidas por nossas pontes de hidrogênio, mesmo distantes sempre presentes. Vocês cresceram comigo e têm influência direta em minhas escolhas, desde quando a nossa escolha estava entre estudar para a prova da escola ou ir para a aula de Jazz ... até as escolhas de hoje, onde as nossas decisões se tornaram mais "importantes", estudar para concurso ou fazer o mestrado? Sei que posso sempre contar com vocês! Amo! Obrigada!

À duas amigas-irmãs do coração, Lalá e Ina, ahhh vocês simplesmente são fundamentais no meu caminho. Não sei onde eu estaria sem vocês! A única coisa que consigo dizer é MUITO OBRIGADA POR TUDO! Sempre! Amo demais!

Aos amigos de Campinas, que sempre me receberam muitíssimo bem e que sempre me ajudaram com tudo o que fosse necessário, Décio, Rafa, Paulinha, Pablito, Nayara, Jana, Diabético, Talharini, Ana Z, Babi, Fátima, Marcinho e Alexandre Super Tramp! Devo agradecer especialmente ao Décio Correa pelas discussões e mil ajudas

durante minhas estadias em Campinas, com certeza essa dissertação trás muita coisa que aprendi com você Décio! Muito obrigada pessoal!

Ao meu grande amigo e namorado Michel Garey, por estar sempre ao meu lado, me apoiando e me ajudando com tudo o que pode. Minha vida sem dúvidas é mais completa ao seu lado, muito obrigada por todos os ótimos momentos, por todo o carinho, ensinamentos e por toda a paciência...com certeza me tornei uma pessoa melhor nesses últimos dois anos e meio...Te Amo muito!

Minhas sinceras desculpas àqueles que acabei esquecendo de citar... A todos, o meu muito obrigada!

Durante o desenvolvimento desta dissertação contei com bolsa da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo/FAPESP (Proc. 2012/09243-0).

SUMÁRIO

RESUMO GERAL.....	3
ABSTRACT.....	5
Introdução Geral	7
Referências.....	11
CAPÍTULO 1: Dinâmica espacial como determinante da estruturação de comunidades de girinos em corpos d' água lênticos e lóticos	133
Resumo	144
Introdução	166
Metodologia.....	19
<i>Área de Estudo</i>	19
<i>Delineamento amostral</i>	19
<i>Microhabitat</i>	200
<i>Análise dos dados</i>	222
<i>Influência das características dos microhabitats na riqueza de espécies.....</i>	22
<i>Influência relativa das características ambientais e do espaço na composição de espécies.....</i>	23
Resultados.....	255
Discussão	288
Referências	344
APÊNDICE	39
CAPÍTULO 2: Comparação entre gradientes ambientais contínuos e descontínuos revelam diferentes efeitos das características ambientais na diversidade de girinos	422
Resumo	433
Introdução	455
Metodologia.....	49
<i>Área de Estudo</i>	49
<i>Delineamento amostral</i>	49

<i>Caracterização das variáveis ambientais e amostragem dos girinos</i>	500
<i>Atributos funcionais da morfologia externa</i>	510
<i>Construção e datação das árvores filogenéticas.....</i>	544
<i>Análises estatísticas.....</i>	55
<i>Determinação à posteriori dos Microhabitat.....</i>	55
<i>Diversidade taxonômica, filogenética e funcional</i>	566
<i>Influência das características ambientais do microhabitat na diversidade taxonômica, filogenética e funcional.....</i>	57
Resultados.....	588
Discussão	611
Referências	666
APÊNDICE.....	71
Considerações finais	733

RESUMO GERAL

Inúmeros processos tem sido sugeridos para explicar a estruturação de comunidades, como por exemplo competição, predação, dispersão, deriva continental, filtragem ambiental, especiação. A compreensão da influência desses processos em escala local é capaz de possibilitar uma melhor compreensão dos determinantes da composição e riqueza de espécies em comunidades, especialmente as bem delimitadas fisicamente, como é o caso das comunidades de girinos. Nosso objetivo neste estudo foi investigar a influência de características ambientais na estruturação de comunidades de girinos em corpos d'água lênticos e lóticos. Realizamos as amostragens em uma área de Mata Atlântica no sudeste do Brasil. Este trabalho está dividido em dois capítulos. No primeiro capítulo verificamos quais características ambientais dos microhabitats de corpos d'água lênticos e lóticos influenciam positivamente a riqueza de espécies. Além da riqueza, avaliamos ainda a composição de espécies nos microhabitats, testando se ela é determinada pelas características ambientais ou um reflexo da estrutura espacial dos corpos d'água. No segundo capítulo, investigamos a relação entre os gradientes ambientais contínuos e descontínuos - considerando as características ambientais de corpos d'água lênticos e lóticos - com a diversidade taxonômica, filogenética e funcional de girinos em escala local. Os resultados do primeiro capítulo demonstram que a riqueza de espécies nos microhabitats dos corpos d'água lênticos e lóticos foi influenciada, respectivamente, pela quantidade de vegetação e de areia. A vegetação aquática influenciou positivamente a riqueza, provavelmente por proporcionar maior quantidade de alimento e de refúgios contra predadores. Nos ambientes lóticos, a relação positiva da riqueza de espécies com o substrato arenoso provavelmente decorre da seleção de microhabitats com menor correnteza, onde a areia fica acumulada. Em contrapartida, a composição de espécies nos microhabitats dos corpos d'água lênticos e lóticos foi explicada principalmente por fatores espaciais. Esse resultado indica que a composição de espécies na fase larvária depende, primeiramente, da capacidade dos adultos em alcançar ambientes apropriados para reprodução, sendo influenciada por restrições à dispersão dos adultos. Posteriormente, a riqueza de girinos é influenciada pelas características ambientais dos microhabitats, que determinam o grau de sucesso no

desenvolvimento larvário. Os resultados do segundo capítulo demonstram que os três componentes da diversidade (diversidade taxonômica, filogenética e funcional) das comunidades de girinos estão correlacionados. No entanto, apesar da alta correlação, os componentes da diversidade responderam de maneira diferente aos gradientes ambientais. Gradientes contínuos de microhabitat (corpos d'água lênticos) apresentaram maior diversidade filogenética, que foi fortemente influenciada pela profundidade nos corpos d'água lênticos. Em contrapartida, encontramos maior diversidade funcional no gradiente descontínuo de microhabitat (corpos d'água lóticos), sendo a presença de correnteza o principal determinante da maior diversidade funcional. A diversidade taxonômica não apresentou relação com nenhum dos gradientes ambientais. As diferentes relações dos componentes da diversidade com as características dos microhabitats indicam que o tempo de diversificação dos clados em corpos d'água lóticos foi mais lenta, porém com uma rápida radiação adaptativa. Isto resultou em grande variedade de atributos adaptados a tipos específicos de microhabitat e, conseqüentemente, alta diversidade funcional. Em contrapartida, em corpos d'água lênticos, provavelmente houve um maior tempo de diversificação dos clados resultando em maior diversidade filogenética devido ao maior número de linhagens. No entanto, deve ter havido conservação de nicho durante a diversificação das linhagens nesses corpos d'água. Como consequência, os atributos dos girinos em corpos d'água lênticos são mais semelhantes, o que resulta em menor diversidade funcional. Conclusão, a estrutura das comunidades em gradientes ambientais contínuos e descontínuos sofreram maior influência de processos históricos e evolutivos do que ecológicos apresentando rotas evolutivas diferentes em corpos d'água com e sem fluxo d'água.

Palavras-chave: componentes da diversidade, estrutura de comunidades, gradientes ambientais contínuos e descontínuos, Mata Atlântica.

ABSTRACT

Innumerous processes have been suggested to explain the community structure, such as competition, predation, dispersal, continental drift, environmental filtering, speciation. To comprehend the influence of these processes on a local scale provide a better understanding of the composition and species richness determinants in communities, especially physically well defined communities, as is the case of the communities of tadpoles. Our goal in this study was to investigate the influence of environmental characteristics in communities structures of tadpoles in lotic and lentic water bodies. We conducted sampling in an area of Atlantic Rain Forest in southeastern Brazil. This work is divided into two section. In the first chapter we verified which environmental microhabitat characteristics of lotic and lentic water bodies positively influence species richness. Besides species richness, we evaluated species composition in microhabitats, testing if it is determined by the environmental characteristics of microhabitats or a consequence of water bodies spatial structure. In the second chapter, we seek to investigate the relationship between continuous and discontinuous environmental gradients - considering the environmental characteristics of lotic and lentic water bodies - with the taxonomic, phylogenetic and functional diversity of tadpoles on a local scale. The results of the first chapter show that species richness in microhabitats in lentic and lotic water bodies was influenced, respectively, by the amount of vegetation and sand. The aquatic vegetation had a positively relationship with tadpoles richness, probably due to the greater amount of food and refuge from predators provided. In lotic environments, the positive relationship of species richness with sand probably due to the selection of microhabitats with lower currents, where the sand is accumulated. In contrast, species composition in lentic and lotic microhabitats was mainly explained by spatial factors. This result indicate that the species composition in the larval stage depends in the first instance of the capacity of adults to achieve appropriate for environments breedings, being strongly influenced by restrictions on the dispersion of adults. Posteriorly, the richness of tadpoles is influenced by the selection of characteristics of microhabitats, which determine the success rate in larval development. The results of the second chapter show that three tadpoles diversity components (taxonomic, phylogenetic and functional) was correlated. However, despite

the high correlation, we observed that each component captured different information about the community structure of tadpoles in lotic and lentic water bodies. Continuous microhabitat gradient (lentic water bodies) show a major phylogenetic diversity, that was strongly influenced by the water bodies depth. On the other hand, we found a greater functional diversity on discontinuous gradient (lotic water bodies), and the presence of current the main determinant of this greater functional diversity. The taxonomic diversity was not associated with any of the environmental gradient. The different relationships between the components of diversity and the environmental characteristics of microhabitats indicate that the time of clade diversification in lotic water bodies was slower than in lentic, but with a fast adaptive radiation. This resulted in a great trait variability specialized on specific microhabitat types and consequently high functional diversity. In contrast, in lentic water bodies, there was probably a greater time of clades diversification resulting in a greater phylogenetic diversity due to the larger number of lineages. However, probably a niche conserving diversification of lineages happened in these water bodies, resulting in a similar tadpoles traits and low functional diversity. We concluded that the structure of communities in continuous and discontinuous environmental gradients had a greater influence of historical and evolutionary processes than ecological presenting different evolutionary routes in response to distinct hydraulic water bodies.

Keywords: *diversity components, community structure, continuos and discontinuos environmental gradients, Atlantic Rain Forest.*

Introdução Geral

Remonta aos tempos de Darwin a busca pela compreensão dos processos envolvidos na estrutura e no funcionamento das comunidades biológicas. Desde então, os principais objetivos da ecologia de comunidades são direcionados para identificar os padrões de diversidade e coexistência de espécies ou para elucidar os processos envolvidos na estruturação das comunidades (Weiher & Keddy 1999). A estruturação de comunidades locais depende fortemente do *pool* de espécies regional, que é determinado por processos históricos (e.g., dispersão, vicariância) e evolutivos (e.g., especiação, radiação adaptativa e extinção) (Ricklefs 1987; Wiens & Donoghue 2004; Cavender-Bares *et al.* 2009). Em escalas locais, a intensidade das interações das espécies com outras espécies (e.g., competição, mutualismo, etc.) e com o ambiente (e.g., filtros ambientais) são processos dominantes na estruturação das comunidades (Keddy 1992; Webb *et al.* 2002; Hillerislambers *et al.* 2011), pois podem excluir ou facilitar a presença das espécies na região. Além disso, em escalas locais o processo de dispersão também é muito importante para a seleção de hábitat pelas espécies (Vellend 2010).

O conceito de metacomunidades foi capaz de interligar as diferentes escalas espaciais na ecologia (Leybold *et al.* 2004), ao considerar a dispersão como processo fundamental na determinação da estrutura e dinâmica das comunidades. Existem quatro modelos de metacomunidade (dinâmica de manchas, efeito de massa, filtragem de espécies e neutra) que são regidas por diferentes taxas de dispersão, interação interespecífica e seleção de hábitat (Logue *et al.* 2011; Winegardner *et al.* 2012). Determinar qual dos modelos ocorrem nas metacomunidades locais e/ou regionais tem

sido o principal objetivo dos estudos em metacomunidades. No entanto, as dinâmicas não são excludentes e, portanto, determinar uma dinâmica em detrimento de outra não só não é capaz de prever a estrutura e montagem das comunidades como também pode acabar excluindo processos importantes por desconsiderar que alguns processos podem estar atuando com diferentes intensidades em cada uma das dinâmicas (Winegardner *et al.* 2012).

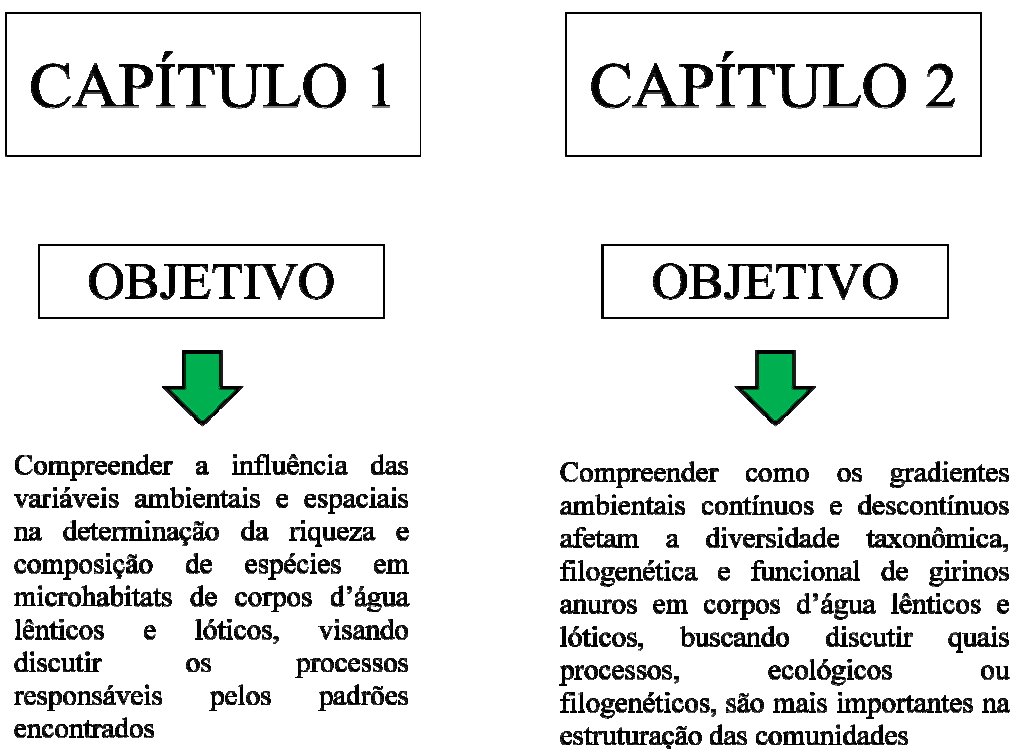
Segundo Cavender-Bares *et al.* (2009) existem três perspectivas sobre processos que influenciam a estruturação e montagem das comunidades. A primeira e a segunda perspectiva determinam, respectivamente, a estrutura e montagem das comunidades de acordo com processos determinísticos (e.g., interações bióticas) relacionados à teoria do nicho (e.g. Bazzaz 1991; Weiher & Keddy 1999) e, com os processos estocásticos (e.g, dispersão e distúrbios) relacionados à teoria neutra (e.g. Hubbell 2001). A terceira perspectiva enfatiza o papel dos fatores históricos e evolutivos na montagem das comunidades (Ricklefs 1987; Ricklefs & Schluter 1993), abordagem conhecida como ecologia filogenética. Esta abordagem inclui eventos de especiação, adaptação, extinção e dispersão na evolução das espécies, gerando uma visão de que comunidades não são um *pool* estático e sim um *pool* de espécies dinâmico no tempo e no espaço (Cavender-Bares *et al.* 2009).

Outra abordagem importante no estudo da estruturação das comunidades é a abordagem funcional. Esta abordagem inclui os atributos (e.g., morfológicos, comportamentais, fisiológicos) das espécies na determinação do papel ecológico desempenhado por cada uma delas na comunidade (Petchey & Gaston 2006) e de como a variação nas características e condições ambientais (e.g., porcentagem de cobertura florestal) influencia a distribuição dos atributos. A importância de se quantificar a

diversidade funcional está relacionada ao fato de considerar a diversidade de atributos, componentes dos fenótipos dos organismos (Cianciaruso *et al.* 2009), diretamente relacionados ao funcionamento e manutenção dos processos nas comunidades (Petchey & Gaston 2006). Alguns estudos demonstram que as modificações no ambiente afetam diretamente a diversidade funcional (Pavoine *et al.* 2010). Por exemplo, Tscharntke *et al.* (2008) verificaram que em áreas de floresta tropical localizadas na Indonésia e no Equador a diversidade funcional de pássaros e insetos foi afetada negativamente pelas transformações causadas pela agricultura havendo uma redução na diversidade de pássaros insetívoros e insetos herbívoros nas áreas cultivadas (veja também Barbaro & Van Halder 2009).

A ocorrência dos girinos em microhabitats de corpos d'água lênticos e lóticos depende fortemente de seus atributos fenotípicos, sendo influenciada pelas características e gradientes ambientais dos corpos d'água. Corpos d'água lóticos possuem uma variedade muito grande de microhabitats para girinos, desde remansos com fluxo de água lento até quedas com forte fluxo d'água (Wells 2007), resultando em um gradiente descontínuo de microhabitats (Apêndice 1, pág. 71). A correnteza da água pode atuar como limitadora da dispersão dos girinos entre os microhabitats. Por outro lado, os microhabitats dos corpos d'água lênticos formam um gradiente ambiental contínuo e gradual de profundidade, quantidade de vegetação e tipos de substrato, abrigando microhabitats mais semelhantes e sem barreiras físicas impostas pela correnteza à dispersão dos girinos (Apêndice 2, pág. 72). Assim, é esperado que as diferentes características existentes em gradientes ambientais contínuos e descontínuos afetem a distribuição das espécies, das linhagens e de seus atributos.

Além disso, a ampla gama de variação nos atributos morfológicos exibida pelos girinos (McDiarmid & Altig 1999) permite investigar a base evolutiva (Johnson & Stinchcombe 2007; Mouquet *et al.* 2012) e o papel funcional dos atributos nas comunidades. Os atributos morfológicos podem ter evoluído de maneira conservada ou convergente (Emerson & Gillespie 2008; Pausas & Verdú 2010) ao longo da história evolutiva, de modo que um mesmo padrão de comunidades possa ser resultado de diferentes processos. Desta forma, a análise funcional e filogenética permite investigar a quais processos ecológicos (bióticos e abióticos) e evolutivos a variação nos atributos morfológicos está relacionada. Neste estudo, procuramos contribuir com o conhecimento em ecologia de comunidades analisando a influência de aspectos ecológicos, evolutivos e funcionais na estruturação de comunidades de girinos em corpos d'água lênticos e lóticos, em uma área de Mata Atlântica localizada na Serra do Mar do sudeste do Brasil. Assim, dividimos esta dissertação em dois capítulos:



Referências

- BARBARO, L. & VAN-HALDER, I. 2009. Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes. *Ecography*, 32: 321–333.
- BAZZAZ, F. A. 1991. Habitat selection in plants. *The American Naturalist*, 137: S116–S130.
- CAVENDER-BARES, J; KOZAK, K. H; FINE, P. V. A.; KEMBEL, S. W. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12:693–715.
- EMERSON, B. C. & GILLESPIE, R. G. 2008. Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends in Ecology and Evolution*, 23: 619–30.
- HILLERISLAMBERS, J., ADLER, P. B., HARPOLE, W. S., LEVINE, J. M. & MAYFIELD, M. M. 2011. Rethinking Community Assembly Through the Lens of Coexistence Theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43:227–248.
- HUBBELL, S. P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 448p.
- JOHNSON, M. T. J. & STINCHCOMBE, J. R. 2007. An emerging synthesis between community ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology & Evolution* 22: 250–257.
- KEDDY, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3: 157–164.
- LEIBOLD, M. A; HOLYOAK, M; MOUQUET, N; AMARASEKARE, P; CHASE, J. M; HOOPES, M. F; HOLT, R. D; SHURIN, J. B; LAW, R; TILMAN, D; LOREAU, M; GONZALEZ, A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7: 601–613.
- LOGUE, J. B; MOUQUET, N; PETER, H; HILLEBRAND, H; GROUP, T.M.W. 2011. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 26 (9): 482–491.
- MOUQUET, N; DEVICTOR, V; MEYNARD, C. N; MUNOZ, F; BERSIER, L.-F; CHAVE, J; COUTERON, P; DALECKY, A; FONTAINE, C; GRAVEL, D; HARDY, O. J; JABOT, F; LAVERGNE, S; LEIBOLD, M; MOUILLOT, D; MÜNKEMÜLLER, T; PAVOINE, S; PRINZING, A; RODRIGUES, A. S. L; ROHR, R. P ; THÉBAULT, E; THUILLER, W. 2012. Ecophylogenetics: advances and perspectives. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 87: 769–785.
- PAUSAS, J. G. & VERDÚ, M. 2010. The Jungle of Methods for Evaluating Phenotypic and Phylogenetic Structure of Communities. *BioScience*, 60: 614–625.
- PAVOINE, S; BAGUETTE, M; BONSTALL, M. B. 2010. Decomposition of trait diversity among the nodes of a phylogenetic tree. *Ecological Monographs*, 80: 485–507.
- PETCHEY, O. L. & GASTON, K. G. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9: 741–758.
- RICKLEFS, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235:167–171.

- RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D. 1993. Species diversity: regional and historical influences. In R. E. Ricklefs & D. Schluter, Eds. *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago. 414p.
- TSCHARNTKE, T; SEKERCIOGLU, C. H; DIETSCH, T. V; SODHI, N. S; HOEHN, P; TYLIANAKIS, J. M. 2008. Landscape constraints on functional diversity of birds and insects in tropical agrosystems. *Ecology*, 89: 944–951.
- WEBB, C. O; ACKERLY, D. D; MCPEEK, M.A; DONOGHUE, M. J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Reviews Ecology, Evolutions and Systematics*, 33: 475-505.
- WEIHER, E. & KEDDY, P. 1999. *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 432p.
- WIENS, J. J. & DONOGHUE, M. J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 639–44.

CAPÍTULO 1

Dinâmica espacial como determinante da
estruturação de comunidades de girinos em corpos
d'água lênticos e lóticos

Será submetido à *Austral Ecology*

ESTRUTURA ESPACIAL COMO DETERMINANTE DA ESTRUTURAÇÃO DE COMUNIDADES DE GIRINOS EM CORPOS D'ÁGUA LÊNTICOS E LÓTICOS

Lilian Sayuri Ouchi de Melo^{1,3}, Thiago Gonçalves-Souza² & Denise de Cerqueira Rossa Feres³

¹Pós-Graduação em Biologia Animal, Universidade Estadual Paulista (UNESP), R. Cristóvão Colombo, 2265, Jd. Nazareth, 15054-000, São José do Rio Preto, São Paulo, Brasil. (e-mail, sayuriouchi@gmail.com)

² Departamento de Biologia Animal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), CP 6109, CEP 13083-970, Campinas, SP, Brasil.

³Departamento de Zoologia e Botânica, Universidade Estadual Paulista (UNESP), R. Cristóvão Colombo, 2265, Jd. Nazareth, 15054-000, São José do Rio Preto, São Paulo, Brasil, www.ibilce.unesp.br

Resumo

Analisar conjuntamente a influência de processos espaciais mesmo em escalas locais possibilita uma melhor compreensão dos determinantes da estruturação de comunidades. Entretanto, é pouco conhecido como ambientes com organização espacial e características ambientais distintas influenciam a riqueza e composição de girinos de anuros em microhabitats aquáticos. Neste estudo buscamos i) verificar quais características ambientais dos microhabitats de corpos d'água lóticos e lênticos são relacionadas à riqueza de espécies, e ii) avaliar a composição de espécies nos microhabitats, testando se ela é determinada pelas características ambientais dos microhabitats ou um reflexo da estrutura espacial dos corpos d'água. Verificamos que a riqueza de espécies nos microhabitats dos corpos d'água lóticos foi influenciada pela maior quantidade de areia e os lênticos pela maior quantidade de vegetação. A vegetação aquática influenciou positivamente a riqueza, provavelmente por proporcionar maior quantidade de alimento e refúgios contra predadores. Nos ambientes lóticos, a relação positiva da riqueza de espécies com o substrato arenoso provavelmente decorre da seleção de microhabitats com menor correnteza, onde a areia fica acumulada. Por outro lado, a composição de espécies nos microhabitats dos corpos d'água lênticos e lóticos foi explicada principalmente por fatores espaciais. Mesmo em

escala local, a composição de espécies foi influenciada por processos relacionados à dinâmica espacial, indicando limitações à dispersão dos adultos, que são os responsáveis pela seleção dos habitats para reprodução. Entretanto, a riqueza de espécies na fase larval foi regulada por processos relacionados ao nicho, como a seleção do microhabitat pelos girinos. Dessa forma, os resultados obtidos indicam que a estruturação das comunidades de girinos é determinada em dois diferentes níveis, a composição de espécies na fase larvária depende, primeiramente, da capacidade dos adultos em alcançar ambientes apropriados para reprodução sendo fortemente influenciada por limitações à dispersão dos adultos, como indicado pela influência das variáveis espaciais. Posteriormente, a riqueza de espécies na fase larvária é influenciada pela seleção de características ambientais dos microhabitats, porcentagem de vegetação em corpos d'água lênticos e areia em corpos d'água lóticos, que determinam o grau de sucesso no desenvolvimento larvário.

Palavras-chave: Girino, Mata Atlântica, Anfíbios, ambiente, espaço.

Introdução

Entender os padrões de distribuição das espécies em diferentes escalas e os processos que regem a estruturação das comunidades é um dos principais desafios dos ecólogos (Ricklefs 2004). A diferenciação de nicho, relacionada ao ambiente e as interações interespecíficas, são importantes fatores na estruturação das comunidades (Leibold & McPeck 2006; HilleRisLambers *et al.* 2012). Entretanto, a maioria dos resultados obtidos até agora são contingentes aos organismos e seus ambientes (Lawton 1999; Vellend 2010). Nas últimas décadas, alguns estudos têm sugerido que seja investigado os processos que ocorrem em escalas temporais e espaciais mais amplas (e.g., processos estocásticos de dispersão e extinção; Hubbell 2001), também em escalas locais (Lawton 1999; Ricklefs 1987; Ricklefs & Schluter 1993; Ricklefs 2008; Vellend 2010; Legendre *et al.* 2005; Tuomisto *et al.* 2012). Nesse contexto, processos relacionados à dinâmica espacial são considerados muito importantes para explicar os padrões de distribuição das comunidades (Borcard *et al.* 1992; Dray *et al.* 2012) mesmo em escalas espaciais restritas.

As diferenças em relação à velocidade do fluxo d'água e as características ambientais de corpos d'água lênticos e lóticos em uma mesma formação vegetal representam um sistema natural para avaliar a influência relativa de processos espaciais e ambientais relacionados à distribuição dos indivíduos na composição e riqueza de espécies em comunidades locais. Em corpos d'água lóticos, a correnteza atua como filtro ambiental favorecendo a ocorrência de espécies que possuem atributos para sobreviver e se desenvolver nesses corpos d'água. Além disso, a entrada de matéria alóctone representa importante fonte de energia para ambientes lóticos (e.g., Peterson & Parker 1998), o que indica que a localização espacial como, por exemplo, ocorrência em

áreas abertas ou no interior de floresta, tem forte influência na distribuição de espécies. Em contrapartida, a principal fonte energética dos corpos d'água lênticos é proveniente de matéria autóctone (Peterson & Parker 1998), o que pode gerar uma maior dependência das características ambientais do interior do corpo d'água e não da localização espacial do habitat.

Dessa forma, as características ambientais de corpos d'água lênticos e lóticos podem exercer diferentes influências sobre a composição e riqueza de espécies em comunidades de girinos. Kopp & Eterovick (2006) detectaram influência positiva da profundidade e da vegetação aquática na ocorrência de espécies em microhabitats de ambientes lênticos no Cerrado. Strauß *et al.* (2013) estudaram girinos de uma floresta úmida (Madagascar) e verificaram que a maioria das espécies preferiu corpos d'água com menor fluxo d'água e menor cobertura de dossel (Strauß *et al.* 2013; veja também Eterovick & Barata 2006). De maneira semelhante, estudos com invertebrados aquáticos encontraram que a quantidade de vegetação e tipo de substrato aumentam o número de espécies (raras e abundantes) em poças. Além disso, Beisel *et al.* (1998) demonstraram que a riqueza de macroinvertebrados de corpos d'água lóticos foi positivamente relacionada à heterogeneidade de substratos. Esses estudos evidenciam como a variação nas características ambientais em sistemas aquáticos tem forte influência sobre a estrutura de comunidades. Porém, é importante entender como essas variações ambientais são estruturadas no espaço e como a estrutura espacial e ambiental influenciam as comunidades.

Além disso, como a distribuição espacial dos habitats não é homogênea, a estrutura local das comunidades geralmente depende de quais espécies são encontradas no *pool* regional e da capacidade dos indivíduos em alcançar ambientes apropriados

(Resetarits *et al.* 2005). Dessa forma, o espaço pode influenciar a composição de espécies por meio de limitação à dispersão dos adultos. Assim, a estruturação das comunidades de girinos pode ser determinada não somente pela influência das características ambientais na sobrevivência e desenvolvimento dos girinos, mas também pela capacidade de dispersão dos adultos.

Uma vez que tanto a dispersão por adultos entre corpos d'água quanto a escolha das larvas por características ambientais do interior dos corpos d'água afetam a riqueza e composição de espécies, testamos a influência relativa do ambiente e do espaço na estruturação das comunidades de girinos em corpos d'água lênticos e lóticos. Investigamos (i) quais características ambientais influenciam positivamente a riqueza de girinos em corpos d'água lóticos e lênticos e, (ii) se a composição de espécies nos microhabitats em corpos d'água lóticos e lênticos é determinada pelas características ambientais dos microhabitats ou é um reflexo das oportunidades de ocupação dos corpos d'água por meio da dispersão dos adultos. Esperamos que a riqueza de espécies em corpos d'água lênticos seja maior nos microhabitats com maior quantidade de vegetação (Kopp & Eterovick 2006), enquanto que nos ambientes lóticos esperamos que a maior riqueza esteja relacionada ao menor fluxo d'água (Eterovick & Barata 2006; Strauß *et al.* 2013). Desse modo, esperamos que a composição de espécies nos microhabitats de corpos d'água lênticos seja mais influenciada pelas características ambientais, enquanto que nos microhabitats dos corpos d'água lóticos esperamos que a influência do espaço seja mais importante.

Metodologia

Área de Estudo

Realizamos as amostragens em uma área de Mata Atlântica pertencente ao Parque Estadual da Serra do Mar (PESM) - Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP (44°50'52''O e 23°21'36''S). O PESM é uma unidade de conservação de proteção integral e, portanto, abriga habitats totalmente preservados. A vegetação da área é classificada como Floresta Atlântica *stricto sensu* (Morelatto & Haddad 2000) e o clima é tropical úmido sem estação seca (Peel *et al.* 2007).

Delineamento amostral

Realizamos as amostragens entre setembro/2011 e março/2012 em 13 corpos d'água não conectados entre si, dos quais seis são lênticos (poças e brejos) e sete lóticos (riachos) (Figura 1, Apêndice 1). Buscamos selecionar locais com diferentes características (e.g. tipos de substrato, quantidade de vegetação e profundidade) que representassem a heterogeneidade ambiental do corpo d'água. Nos corpos d'água lênticos amostramos os locais que estavam distribuídos pela área do corpo d'água e nos corpos d'água lóticos amostramos locais contidos ao longo de um trecho de 100 metros. Em cada tipo de corpo d'água amostramos, no mínimo, quatro locais, com exceção dos meses mais secos (janeiro a março de 2012) quando os corpos d'água lênticos ficaram muito rasos. Nesse caso, amostramos de um a três locais variando de acordo com o volume de água disponível. As amostragens foram realizadas entre 8h e 18h e a sequência de amostragem nos corpos d'água foi sorteada a cada visita.

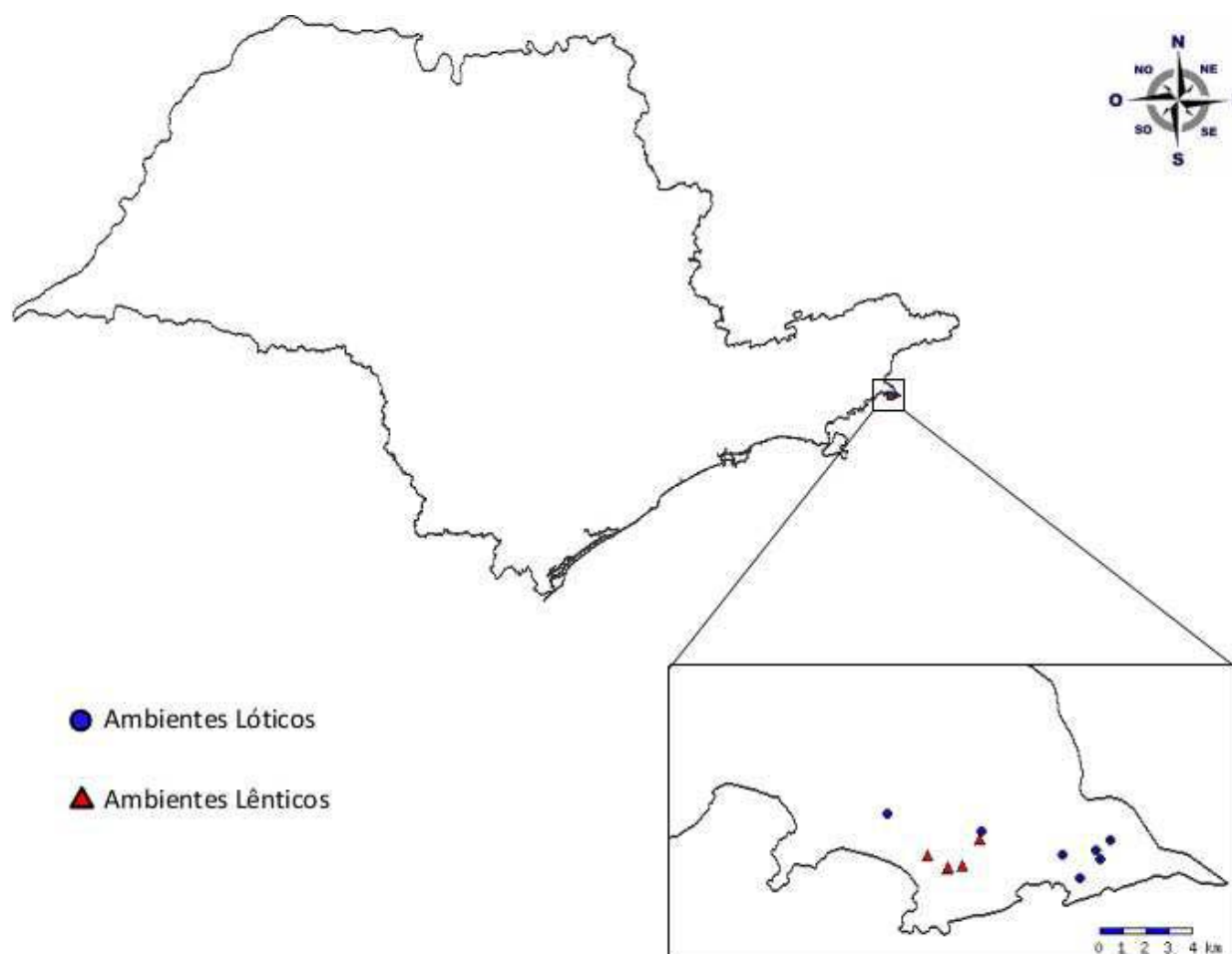


Figura 1. Distribuição dos ambientes lênticos e lóticos amostrados no PESM. Foram amostrados seis corpos d'água lênticos, no entanto no mapa aparecem apenas quatro devido a grande proximidade entre alguns deles.

Microhabitat

Neste estudo, definimos cada local amostrado como um microhabitat. Quantificamos cinco descritores estruturais dos microhabitats, que proporcionaram a determinação de 13 características ambientais dos corpos d'água, (i) porcentagem de cobertura vegetal na superfície, (ii) porcentagem de tipos de vegetação (herbácea ereta, herbácea flutuante, herbácea submersa e raiz), (iii) tipo de substrato (argiloso, rochoso, arenoso, cascalho, lama ou folhiço), (iv) distância do microhabitat à margem mais próxima do corpo d'água e (v) profundidade máxima (em metros). Para quantificar os

três primeiros descritores, dividimos o espaço ocupado pelo microhabitat em quatro quadrantes. A soma das porcentagens de vegetação, de tipos de vegetação e de tipos de substrato em cada quadrante foi visualmente categorizada como segue, 1-20%, 21-40%, 41-60%, 61-80% e 81-100%. Determinamos a caracterização dos microhabitats de acordo com a seguinte sequência, (i) determinação da porcentagem total de cobertura vegetal; (ii) determinação da proporção de cobertura vegetal por tipo de vegetação (e.g., 50% herbácea ereta, 50% herbácea submersa); (iii) determinação dos tipos de substratos e (iv) determinação da distância do microhabitat até a margem mais próxima do riacho ou da poça e (v) determinação da profundidade máxima, sendo os dois últimos descritores determinados com trena.

Nos corpos d'água lênticos amostramos os girinos empregando o método de Alford e Crump (1982). Neste método, o microhabitat a ser amostrado é delimitado com um cilindro de metal (32 cm de diâmetro e 70 cm de comprimento) aberto nas duas extremidades. O cilindro de metal era mergulhado no corpo d'água com um movimento rápido e suas bordas enterradas no substrato, delimitando o microhabitat selecionado para amostragem. Em seguida, verificávamos a existência de espaços entre o cilindro e o substrato por onde os girinos pudessem escapar e, caso algum espaço fosse encontrado, essa amostragem era cancelada e novo microhabitat era selecionado. Coletamos os girinos contidos no interior do tubo com puçá de tela de arame, de formato retangular, malha de 3mm² e dimensões 18 x 10 cm, que foi passado 20 vezes na área delimitada pelo cilindro. Para cada girino coletado, reiniciávamos a contagem do número de peneiradas. Finalizávamos a coleta após 20 peneiradas sem nenhuma captura.

Nos corpos d'água lóticos a amostragem com o cilindro de metal foi inviável em decorrência do substrato rochoso. Dessa forma, após delimitar visualmente o microhabitat, coletamos os girinos visualizados com o mesmo puçá de tela de arame utilizado para remover os girinos do cilindro de metal nas poças, durante três minutos em cada microhabitat. Em decorrência da transparência da água, era possível visualizar os girinos sobre o substrato dos riachos. Caso algum girino visualizado não fosse capturado, a amostragem era desconsiderada e novo microhabitat era selecionado.

Anestesiamos os girinos em solução de benzocaína e, posteriormente, os conservamos em uma solução composta por formalina 15% e álcool 70%, na proporção 1:1. Os exemplares foram depositados na Coleção Científica DZSJRP Amphibia-Tadpoles do Departamento de Zoologia e Botânica da UNESP, campus de São José do Rio Preto, SP.

Análise dos dados

Influência das características dos microhabitats na riqueza de espécies

Para avaliarmos quais características ambientais influenciam a riqueza de espécies nos diferentes microhabitats dos corpos d'água lênticos e lóticos, utilizamos a análise de Partição Hierárquica (Chevan & Sutherland 1991). A Partição Hierárquica fornece a porcentagem de explicação das variáveis preditoras (descritores ambientais do microhabitat). Para cada variável preditora são calculados dois parâmetros "I" e "J" que refletem, respectivamente, a contribuição independente de cada variável e a contribuição da variável preditora em interação com as demais (Mac Nally 2002). Nesta análise a base de dados é aleatorizada 1000 vezes, sendo que a significância de cada variável se dá a partir do intervalo de confiança de 95%, ou seja, valores de $Z \geq 1,65$

(Mac Nally 2002). Para avaliar a multicolinearidade entre as variáveis preditoras aplicamos dois métodos complementares (Zuur *et al.* 2009), Análise de Componentes Principais (PCA) e fator de inflação da variância (*Variance Inflation Factor*, VIF) (Zuur *et al.* 2009). As variáveis com alta correlação na PCA são aquelas nas quais o autovetor possui uma mesma direção (Zuur *et al.* 2009). Seleccionamos as variáveis colineares a serem eliminadas da análise com base na importância biológica de cada uma, considerando o conhecimento atual de sua influência sobre os girinos (Kopp & Eterovick 2006; Candeira 2007; Eterovick & Fernandes 2001; Strauß *et al.* 2013). As variáveis que permaneceram foram então submetidas à análise de VIF. Retiramos da análise as variáveis ambientais com valores de VIF superiores a 3 (Quinn & Keough 2002). Oito variáveis não colineares foram consideradas para os corpos d'água lóticos (areia, rocha, folhiço, cascalho grosso, cascalho fino, lama, vegetação total e profundidade) e sete para os corpos d'água lênticos (argila, areia, folhiço, vegetação total, lama, matéria orgânica e profundidade).

As análises foram realizadas no software R v.2.15.2 (R Development Core Team 2012), com os pacotes "hier.part" (Walsh & MacNally 2012), "gtolls" (Warnes *et al.* 2013), "vegan" (Oksanen *et al.* 2012) e "car" (Fox & Weisberg 2011).

Influência relativa das características ambientais e do espaço na composição de espécies

Para gerar variáveis espaciais a partir das coordenadas geográficas dos corpos d'água amostrados, utilizamos a Análise de Coordenadas Principais de Matrizes vizinhas (PCNM, Borcard & Legendre 2002) com o pacote "PCNM" (Legendre *et al.* 2013), no software R v.2.15.2 (R Development Core Team 2012). Com base em uma matriz de distância Euclidiana entre os locais de amostragem esta análise gera

autovetores que representam padrões espaciais na composição de espécies (Griffith & Peres-Neto 2006). Utilizamos os vetores espaciais como variáveis preditoras para avaliar a influência do espaço na composição de espécies nos corpos d'água, pois a distância entre os microhabitats de cada corpo d'água é muito pequena para ser capturada como diferentes coordenadas espaciais e, principalmente, para avaliar o efeito do espaço na dispersão dos adultos. A composição de espécies em cada corpo d'água foi obtida pela listagem das espécies registradas em todos os microhabitats amostrados em cada corpo d'água.

Para testar se a composição de espécies nos habitats foi influenciada pela distância (variáveis espaciais geradas com a PCNM) ou pelas características do ambiente (variáveis ambientais do microhabitat) utilizamos a Análise de Redundância (RDA) e a Partição da Variação (Borcard *et al.* 1992). Para selecionar as variáveis ambientais não colineares, aplicamos a PCA separadamente para cada tipo de corpo d'água, lântico e lótico. Submetemos as variáveis não colineares à *Forward Selection* (Blanchet *et al.* 2008) com a finalidade de escolher as variáveis preditoras mais adequadas para modelar a variável resposta (Blanchet *et al.* 2008). As variáveis selecionadas pela PCA e pela *Forward Selection* incluídas na RDA para os corpos d'água lóticos foram quantidade de rocha e profundidade, enquanto que para os corpos d'água lânticos foram quantidade de vegetação total, argila, matéria orgânica e profundidade.

Com a RDA é possível avaliar a contribuição da variação espacial na composição de espécies, considerando os efeitos da correlação espacial ao utilizar variáveis ambientais também como variáveis preditoras (Peres-Neto & Legendre 2010). Com a Partição da Variação podemos testar quanto da composição de espécies nos

microhabitats é explicada pela variação ambiental e o quanto é explicada por variáveis espaciais do habitat (corpo d'água). Além disso, é possível obter o valor de explicação somente do componente ambiental (*a*), somente do espacial (*c*), e da autocorrelação entre os componentes ambiental e espacial (*b*) (Peres-Neto *et al.* 2006). O componente *b* indica que corpos d'água mais próximos possuem características ambientais de microhabitat mais semelhantes. Avaliamos se as variáveis ambientais dos microhabitats (argila, matéria orgânica, vegetação total, profundidade e dossel) apresentavam autocorrelação espacial pelo cálculo de *I* de Moran (Legendre & Legendre 2012) em caso de grande influência do componente *b* explicando a composição de espécies.

Utilizamos a transformação de *Hellinger* para minimizar o efeito da grande quantidade de zeros na matriz original de dados e de valores extremos na matriz de composição de espécies decorrente da grande abundância dos girinos de algumas espécies (Legendre & Gallagher 2001). Devido a grande amplitude, os valores das variáveis ambientais foram transformados de modo que todos apresentaram média zero e desvio padrão um. Em todas as análises adotamos $\alpha = 0,05$ e utilizamos 1000 permutações nos testes. Essas análises foram realizadas no software R com os pacotes "car" (Fox & Weisberg 2011), "packfor" (Dray *et al.* 2011), "vegan" (Oksanen *et al.* 2012).

Resultados

Registramos 5.394 girinos pertencentes a 21 espécies de anuros. Desse total, encontramos 4.401 girinos pertencentes a 15 espécies em corpos d'água lênticos e 993 girinos de sete espécies em corpos d'água lóticos. Nos corpos d'água lênticos encontramos girinos das famílias Hylidae, Leptodactylidae, Bufonidae e Microhylidae,

e nos corpos d'água lóticos das famílias Hylidae, Cycloramphidae, Centrolenidae e Hylodidae (Apêndice 2).

A riqueza de espécies nos microhabitats dos corpos d'água lóticos foi influenciada positivamente pela quantidade de substrato arenoso ($Z\text{-score} = 3,85$; $i=50,8$; $p < 0,05$; Tabela 1) e nos corpos d'água lênticos foi positivamente influenciada pela quantidade de vegetação no interior do microhabitat ($Z\text{-score} = 6,89$; $i = 76,45$; $p < 0,05$; Tabela 2).

Tabela 1. Partição Hierárquica, valores de $Z\text{-score}$, porcentagem de explicação (I) e significância das variáveis ambientais para a riqueza de espécies em ambientes lóticos.

Variável Ambiental	$Z\text{-score}$	I	Significância
Areia	3,85	50,8	$p < 0,05$
Rocha	- 0,33	3,94	$p > 0,05$
Folhio	- 0,51	1,71	$p > 0,05$
Cascalho grosso	- 0,71	0,90	$p > 0,05$
Cascalho fino	- 0,48	2,66	$p > 0,05$
Lama	- 0,31	3,11	$p > 0,05$
Vegetação total	0,73	17,82	$p > 0,05$
Profundidade	0,78	19,08	$p > 0,05$

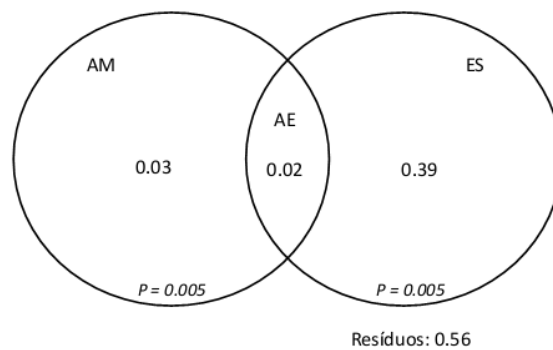
Tabela 2. Partição Hierárquica, valores de $Z\text{-score}$, porcentagem de explicação (I) e significância das variáveis ambientais para a riqueza de espécies em ambientes lênticos.

Variável Ambiental	$Z\text{-score}$	I	Significância
Argila	- 0,49	2,09	$p > 0,05$
Areia	- 0,66	0,99	$p > 0,05$
Folhio	0,08	7,94	$p > 0,05$
Lama	- 0,05	4,09	$p > 0,05$
Matéria Orgânica	- 0,65	2,11	$p > 0,05$
Vegetação Total	6,89	76,45	$p < 0,05$
Profundidade	0,08	6,33	$p > 0,05$

A composição de espécies nos microhabitats dos corpos d'água lóticos foi explicada principalmente por fatores espaciais (componente c ; $R^2_{\text{adj}} = 0,39$; $p = 0,005$), com pequena influência das características ambientais dos microhabitats (componente a , $R^2_{\text{adj}} = 0,03$; $p = 0,005$) e do ambiente espacialmente estruturado (componente b , $R^2_{\text{adj}} = 0,02$) (Figura 2A). O primeiro eixo da RDA parcial foi o único significativo ($R^2_{\text{adj}} =$

0,82; $p = 0,005$), e a quantidade de substrato rochoso e a profundidade foram negativamente associadas a esse eixo. A variação na composição de espécies nos microhabitats dos corpos d'água lênticos foi explicada por fatores espaciais (componente c , $R^2_{adj} = 0,21$; $p = 0,005$) e pela variação ambiental espacialmente estruturada (componente b , $R^2_{adj} = 0,19$) (Figura 2B). Assim como nos corpos d'água lóticos, nos corpos d'água lênticos somente o primeiro eixo da RDA foi significativo ($R^2_{adj} = 0,57$; $p = 0,013$), porém as variáveis ambientais não foram significativas ($p > 0,05$).

A



B

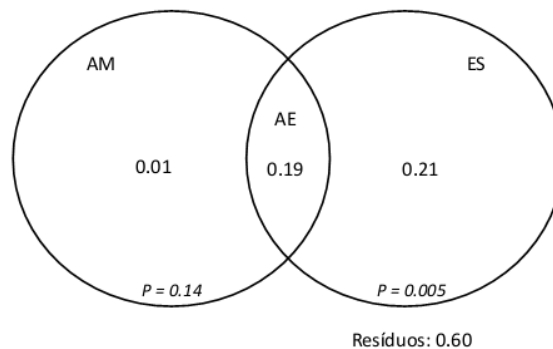


Figura 2. (A) Partição da variação da composição de espécies de anfíbios em corpos d'água lóticos, 39% da variação na composição de espécies de anuros é espacialmente estruturada (ES), apenas 3% da variação na composição de espécies se deve a variação ambiental (AM), 2% da variação é devido tanto ao ambiente quanto ao espaço (AE), e 56% da variação na composição de espécies não é explicado nem pelo ambiente nem pelo fatores espaço. (B) Partição da variação da composição de espécies de anfíbios, 21% da variação na composição de espécies de anuros em corpos d'água lênticos é espacialmente estruturada, apenas 1% da variação na composição de espécies se deve a variação ambiental, 19% da variação é devido ao ambiente e ao espaço, e 60% da variação na composição não é explicado nem pelo ambiente nem pelo espaço.

Todas as variáveis ambientais dos microhabitats dos ambientes lênticos apresentaram autocorrelação espacial, exceto a quantidade de argila (Tabela 3). Ou seja, ambientes mais próximos de fato apresentam microhabitats com características ambientais mais semelhantes.

Tabela 3. Valores de I de Moran para o cálculo de autocorrelação espacial entre as variáveis estruturais dos microhabitats de ambientes lênticos e a localização espacial dos corpos d'água. I de Moran (I), desvio padrão (SD) e valor de significância (valor de P).

	I	SD	Valor de P
Argila	-0,15	-10,78	= 1
Matéria Orgânica	0,03	2,93	< 0,01*
Vegetação Total	0,04	3,62	< 0,01*
Profundidade	0,02	2,43	< 0,01*
Cobertura de Dossel	0,18	14,18	< 0,01*

* Valores de P significativos.

Discussão

Ao contrário do que esperávamos, verificamos que nos dois tipos de corpos d'água (lêntico e lótico) fatores espaciais explicaram de maneira mais intensa a composição de espécies. Enquanto que a maior quantidade de vegetação em corpos d'água lênticos e a maior quantidade de areia em corpos d'água lóticos determinaram maior riqueza de espécies.

Quanto maior a quantidade de vegetação, maior foi a riqueza de espécies encontrada nos microhabitats dos ambientes lênticos. A vegetação aquática influencia a riqueza de girinos de forma positiva (Diaz-Paniagua 1987; Baber & Babbitt 2004), pois proporciona maior quantidade de alimento disponível e refúgios contra ataques de predadores (Martín *et al.* 2005; Kopp & Eterovick 2006). Diversos outros estudos encontraram relação positiva entre vegetação e riqueza de espécies (veja Bryan & Scarnecchia 1992; Peltzer & Lajmanovich 2004). Peltzer & Lajmanovich (2004), por

exemplo, verificaram que em poças de áreas ripárias na Argentina a riqueza de girinos foi correlacionada com a riqueza e abundância de macrófitas dos corpos d'água. Uma redução na quantidade de vegetação nos corpos d'água lênticos implica em diminuição da produtividade primária e maior exposição dos girinos aos predadores (Martín *et al.* 2005; Kopp & Eterovick 2006).

Os corpos d'água lóticos apresentaram pequena quantidade de vegetação, limitando a disponibilidade de recursos para os girinos. A principal fonte de alimento para girinos em corpos d'água lóticos são os sedimentos e microalgas depositados no substrato (Wells 2007). As algas, especialmente as diatomáceas, são depositadas principalmente em substrato arenoso, em locais onde a correnteza possui menor intensidade (remansos), pois em locais com intenso fluxo d'água as algas não conseguem se estabelecer (Morisawa 1968; Grimm & Fisher 1984; Naegeli & Uehlinger 1997; Atkinson *et al.* 2008). Apesar da menor riqueza de espécies nos corpos d'água lóticos, a porcentagem de areia foi importante em predizer a riqueza de espécies, pois microhabitats com acúmulo de areia eram locais de remanso, com menor velocidade da água e, conseqüentemente, maior disponibilidade de microalgas. Nos corpos d'água lóticos de Madagascar, girinos de diversas espécies que se alimentam de microalgas depositadas na areia foram associados a locais com menor fluxo d'água (Strauß *et al.* 2013). Nossos resultados e do estudo de Strauß *et al.* (2013) reforçam a ideia de bancos de areia em áreas de remanso com menor fluxo d'água comportarem os maiores valores de riqueza de anuros. Assim, sugerimos que a maior riqueza de girinos nos microhabitats dos ambientes lóticos pode ser resultado de uma influência conjunta da menor correnteza, maior quantidade de areia e maior disponibilidade de alimento.

A variação na composição de espécies, tanto nos corpos d'água lênticos quanto nos lóticos, foi explicada mais fortemente por fatores espaciais. Nos corpos d'água lóticos, a estrutura espacial na composição de espécies pode ter sido causada por dois fatores: (i) limitação à dispersão, pois mesmo que os adultos possam se deslocar entre os ambientes, o deslocamento longitudinal pode refletir menor risco de predação do que o deslocamento entre novos corpos d'água, (ii) estrutura espacial dos riachos, pois a disponibilidade de alimento (preponderantemente alóctone em riachos, Peterson & Parker 1998) é dependente da localização do corpo d'água, em áreas com ou sem dossel fechado. Keller *et al.* (2009) sugeriram que a influência do espaço e do ambiente na composição de anuros reflete um conjunto de processos relacionados à habilidade de dispersão, efeito de loteria (chance que uma espécie tem de chegar primeiro e se estabelecer na comunidade, Hubbel 2006) e de prioridade (quando uma determinada espécie está presente no habitat diminui a probabilidade de invasão por outra espécie, Levins & Culver, 1971). Esses processos também podem estar relacionados aos nossos resultados, principalmente a habilidade de dispersão e o efeito de loteria. Assim, a habilidade restrita de dispersão dos anfíbios (Duellman & Trueb 1986; Semlitsch & Bodie 2003) pode limitar sua chegada e estabelecimento nos corpos d'água de Mata Atlântica.

Houve forte influência dos fatores espaciais na composição de espécies também nos corpos d'água lênticos. Sugerimos que em corpos d'água lênticos a maioria das espécies de anuros são especialistas quanto a cobertura de dossel (Skelly *et al.* 2002). Dessa forma, a dispersão dos adultos deve ocorrer entre os corpos d'água de mesma localização espacial, em áreas com e sem dossel fechado. Além disso, corpos d'água lênticos localizados no interior de mata eram mais próximos entre si do que dos corpos

d'água localizados em áreas abertas (Apêndice 3). Além disso, corpos d'água localizados em áreas com dossel aberto e fechado não compartilharam nenhuma espécie evidenciando a existência de metacomunidades distintas. Como consequência, as metacomunidades dos corpos d'água de área aberta e de interior de floresta não seriam conectadas, resultando em um alto valor do componente espacial para a composição de espécies também nos ambientes lênticos. Esse resultado modifica o conhecimento corrente de que características ambientais possuem um maior efeito na composição de espécies em escalas locais. Ao mesmo tempo, alguns estudos demonstram que os anuros são organismos com grande limitação em sua capacidade de dispersão. Assim, o nosso resultado pode desencadear o interesse de novos estudos em entender por quê as comunidades de anuros são estruturadas intensamente através do espaço. Mesmo em escala regional, Parris (2004) verificou que 49% da variação na composição de anfíbios anuros no leste da Austrália foi relacionada aos fatores ambientais e 21% da composição foi explicada por fatores espaciais. Os resultados desses estudos evidenciam uma maior influência de processos relacionados à seleção de hábitat e menor influência do processo de dispersão estruturando as comunidades de anfíbios anuros, o oposto do que encontramos para anuros de Mata Atlântica.

Além disso, em ambos os tipos de corpos d'água, a estrutura espacial encontrada pode ser explicada pelo comportamento filopátrico que algumas espécies de anuros apresentam (Smith & Green 2005; Resetarits *et al.* 2005). O comportamento filopátrico diminui a probabilidade de colonização de novos hábitats, o que acaba gerando uma estrutura espacial na composição de espécies, uma vez que esse comportamento reduz a conexão e gera isolamento entre as comunidades (Resetarits *et al.* 2005).

Entretanto, é importante ressaltar que esse resultado pode ser dependente da heterogeneidade ambiental incluída na escala espacial considerada. No nosso caso, a especialização das espécies para reprodução em áreas de floresta ou em áreas abertas, impõe uma estrutura espacial natural que pode ter superestimado o efeito espacial. Essa possibilidade é reforçada pela grande influência do ambiente espacialmente estruturado nos corpos d'água lênticos. A influência desse componente está relacionada à autocorrelação espacial entre as variáveis ambientais e o espaço, ou seja, ambientes mais próximos possuem características ambientais de microhabitats mais semelhantes. Os corpos d'água localizados no interior da mata apresentaram menor profundidade, menores quantidades de vegetação e de matéria orgânica em comparação com corpos d'água localizados em áreas abertas. Isso evidencia a existência de um gradiente ambiental na estrutura dos microhabitats em relação à sua localização, no interior da mata, na borda ou em área aberta. Dessa forma, a seleção de habitats, processo determinístico baseado na teoria do nicho, parece determinar uma composição de espécies espacialmente estruturada, em decorrência de limitação na dispersão dos adultos entre áreas de floresta e abertas, mediadas pelas características ambientais dos microhabitats (quantidade de vegetação e matéria orgânica no interior do corpo d'água, profundidade e cobertura de dossel). Braga-Neto *et al.* (2008) estudando uma comunidade de fungos em ambiente tropical (Amazônia) verificaram que a composição de espécies foi espacialmente estruturada ao longo de gradientes edáficos e de precipitação. Já Correa-Filho (2013), também verificou uma alta influência do ambiente espacialmente estruturado na composição de girinos em corpos d'água lênticos no Cerrado, assim como verificamos em Mata Atlântica (veja também Tuomisto *et al.*

2003; Cannon & Leighton 2004; Vormisto *et al.* 2004; para efeito do ambiente espacialmente estruturado em comunidades de plantas).

Concluimos que o padrão de riqueza de espécies é diferente em corpos d'água lênticos e lóticos sendo influenciado principalmente pela quantidade de vegetação e areia respectivamente. Nos corpos d'água lênticos não existem barreiras à dispersão dos girinos o que possibilita os girinos selecionarem microhabitats preferidos nesse tipo de corpo d'água. Em contrapartida, a correnteza existente nos corpos d'água lóticos parece limitar a dispersão dos girinos, diminuindo as possibilidades de seleção de microhabitats, como demonstrado pela baixa influência das características ambientais na composição de espécies nos riachos. Adicionalmente, a estruturação das comunidades, mesmo em escalas locais, aparenta ser mais fortemente influenciada por processos relacionados a dinâmica espacial devido à limitação na capacidade de dispersão dos adultos do que por processos relacionados ao nicho, como a seleção de microhabitat pelos girinos. Nossos resultados indicam que a estruturação das comunidades de girinos é determinada em dois diferentes níveis, a composição de espécies na fase larvária depende, em primeira instância, da capacidade dos adultos em alcançar ambientes apropriados para reprodução sendo, assim, fortemente influenciada por limitações à dispersão dos adultos, como indicado pela influência das variáveis espaciais. Em uma etapa posterior, a riqueza de espécies na fase larvária é influenciada pela seleção de características dos microhabitats, na área estudada, porcentagem de vegetação em corpos d'água lênticos e de areia em lóticos, que determinam o grau de sucesso no desenvolvimento larvário.

Referências

- ALFORD, R. A. & CRUMP, M. L. (1982) Habitat portioning among size classes of larvae southern leopard frog *Rana utricularia*. *Copeia* 2, 367-373.
- ALTIG, R. & MCDIARMID, R.W. 1999. Body Plan, Development and Morphology. In, R.W McDiarmid & R. Altig (Eds.) *Tadpoles. The Biology of Anuran Larvae*. University of Chicago Press, Chicago and London, p. 24-52.
- ATKINSON, B. L., GRACE, M. R., HART, B. T. & VANDERKRUK, K. E. N.(2008) Sediment instability affects the rate and location of primary production and respiration in a sand-bed stream. *J-NABS* 27,581–592.
- BABER, M. J. & BABBITT, K. J.(2004) Influence of habitat complexity on predator-prey interactions between the fish (*Gambusia holbrooki*) and tadpoles of *Hyla squirella* and *Gastrophryne carolinensis*. *Copeia* 1, 173-177.
- BEISEL, J. N., USSEGLIO-POLATERA, P., THOMAS, S. & MORETEAU, J. C. (1998) Stream community structure in relation to spatial variation, the influence of mesohabitat characteristics. *Hydrobiologia* 389, 73-88.
- BIGGS, J., WILLIAMS, P., WHITFIELD, M., NICOLET, P. & WEATHERBY, A. (2005) 15 years of pond assessment in Britain, results and lessons learned from the work of Pond Conservation. *Aquat. Conserv.* 15, 693–714.
- BLANCHET, F. G., LEGENDRE, P. & BORCARD, D. (2008) Forward selection of explanatory variables. *Ecology* 89, 2623-2632.
- BORCARD, D., LEGENDRE, P. & DRAPEAU, P. (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73, 1045-1055.
- BORCARD, D. & LEGENDRE, P. (2002) All scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecol. Model.* 153, 51-68.
- BRAGA-NETO, R., LUIZÃO, R. C. C., MANUGUNSSON, W. E., ZUQUIM, G. & CASTILHO, C. V. (2008) Leaf litter fungi in a Central Amazonian forest, the influence of rainfall, soil and topography on the distribution of fruiting bodies. *Biodivers. Conserv.* 17, 2701-2712.
- BRYAN, M. D. & SCARNECCHIA, D. L. (1992) Species richness, composition, and abundance of fish larvae and juveniles inhabiting natural and developed shorelines of a glacial Iowa lake. *Environ. Biol. Fish.* 35, 329-341.
- CANDEIRA, C. P.(2007) Estrutura de comunidades e influência da heterogeneidade ambiental na diversidade de anuros em área de pastagem no sudeste do Brasil. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) São José do Rio Preto, Instituto de Biociências. UNESP, 118p.
- CANNON, C.H. & LEIGHTON, M. (2004) Tree species distributions across five habitats in a bornean rain forest. *J. Veg. Sci.* 15, 257–266.
- CHEVAN, A. & SUTHERLAND, M. (1991) Hierarchical partitioning. *Am. Stat.* 45, 90-96.
- CONNELL, J. H. & SLATYER, R. O. (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.* 111, 1119-1144.
- CORREA-FILHO, D. T. (2013) Estruturação de uma metacomunidade de girinos e adultos de anuros no Cerrado, influências ambientais e filogenéticas. Dissertação (Mestrado em Ecologia) Campinas, Instituto de Biologia. UNICAMP, 87p.

- COTTENIE, K. (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecol. Lett.* 8, 1175-1182.
- COTTENIE, K. & DE MEESTER, L. (2004) Metacommunity structure, synergy of biotic interactions as selective agents and dispersal as fuel. *ESA* 85, 114-119.
- DIAZ-PANIAGUA, C. (1987) Tadpole distribution in relation to vegetal heterogeneity in temporary ponds. *Herpetol. J.* 1, 167-169.
- DRAY, S., LEGENDRE, P. & BLANCHET, G. (2011) packfor, Forward Selection with permutation (Canoco p.46). R package version 0.0-8/r100. Disponível em, <http://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/>
- DUELLMAN, W. E. & TRUEB, L. (1986) *Biology of amphibians*. Johns Hopkins University Press, 670p.
- ETEROVICK, P. C. & BARATA, I. M. (2006) Distribution of tadpoles within and among Brazilian streams, the influence of predators, habitat size and heterogeneity. *Herpetologica* 62, 365-377.
- ETEROVICK, P. C. & FERNANDES, G.W. (2001) Tadpole distribution within montane meadow streams at the Serra do Cipó, southeastern Brazil, ecological or phylogenetic constraints? *J. Trop. Ecol.* 17, 683-693.
- FOX, J. & WISBERG, S. (2011) An {R} companion to applied regression, second edition. Thousand Oaks CA, Sage. Disponível em, <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>
- GRIFFITH, D. A. & PERES-NETO, P. R. (2006) Spatial modeling in ecology, the flexibility of eigenfunction spatial analyses in exploiting relative location information. *Ecology* 87, 2603-2613.
- GRIMM, N.B. & FISHER, S. G. (1984) Exchange between interstitial and surface water, implications for stream metabolism and nutrient cycling. *Hydrobiologia* 111, 219-228.
- HUBBELL, S.P. (2006) Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology* 87, 1387-1398.
- HUDON, C. (1997) Impact of water level fluctuations on St. Lawrence River aquatic vegetation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54, 2853-2865.
- JACKSON, D.A., PERES-NETO, P. R. & OLDEN, J. D. (2001) What controls who is where in freshwater fish communities - the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58, 157-170.
- KOPP, K. & ETEROVICK, P. C. (2006) Factors influencing spatial and temporal structure of frog assemblages at ponds in southeastern Brazil. *J. Nat. Hist.* 40, 1813-1830.
- LEGENDRE, P., BORCARD, D., BLANCHET, F. G. & DRAY, S. (2013) PCNM, MEM spatial eigenfunction and principal coordinate analyses. R package version 2.1-2/r109. Disponível em, <http://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/>
- LEGENDRE, P. & GALLAGHER, E. D. (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129, 271-280.
- LEGENDRE, P. & L. LEGENDRE. (2012) *Numerical ecology*. 3^a Ed. New York, Elsevier. 990p.
- LENOIR, J., VIRTANEN, R., OKSANEN, J., OKSANEN, L., LUOTO, M., GRYTNES, J. A. & SVENNING, J.C. (2012) Dispersal ability links to cross-scale species diversity patterns across the Eurasian Arctic tundra. *Global Ecol. Biogeogr.* 21, 851-860.

- LEVINS, R. & CULVER, D. C. (1971) Regional coexistence of species and coexistence between rare species. *PNAS* 68, 1246- 1248.
- MAC NALLY, R. (2002) Multiple regression and inference in ecology and conservation biology, Further comments on identifying important predictor variables. *Biodivers. Conserv.* 11, 1397-1401.
- MARTÍN, J., LUQUE-LARENA, J. J. & LÓPEZ, P. (2005) Factors affecting escape behavior of Ibera in green frogs (*Rana perezii*). *Can. J. Zool.* 83, 1189-1194.
- MATTHIESSEN, B. & HILLEBRAND, H. (2006) Dispersal frequency affects local biomass production by controlling local diversity. *Ecol. Lett.* 9, 652-662.
- MORELLATO, L. P. C. & HADDAD, C. F. B. (2000) Introduction, the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 32, 786-792.
- MORISAWA, M. (1968) Streams their dynamics and morphology. McGrawHill, New York.
- NAEGELI, M.W. & UEHLINGER, U. (1997) Contribution of the hyporheic zone to ecosystem metabolism in a prealpine gravel-bed river. *J-NABS*. 16, 794–804.
- ODENDAAL, F. J. & BULL, C. M. (1983) Water movements, tadpole competition and limits to the distribution of the frogs *Ranidella riparia* and *R. signifera*. *Oecologia* 57, 361-367.
- OKSANEN, J., BLANCHET, F. G., KINDT, R., LEGENDRE, P., MINCHIN, P. R., O'HARA, R. B., SIMPSON, G. L., SOLYMOS, P., STEVENS, M. H. H. & WAGNER, H. (2012) vegan, Community Ecology Package. R package version 2.0-5.
- PAVOINE, S., VELA, E., GACHET, S., BÉLAIR, G. & BONSALE, M. B. (2011) Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space, a novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly. *J. Ecol.* 99, 165-175.
- PEEL, M. C., FINLAYSON, B. L. & MCMAHON, T. A. (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrol. Earth. Syst. Sc.* 11, 1633-1644.
- PELTZER, P. M. & LAJMANOVICH, R. C. (2004) Anuran tadpole assemblages in riparian areas of the Middle Paraná River, Argentina. *Biodivers. Conserv.* 13, 1833-1842.
- PERES-NETO, P. R. & LEGENDRE, P. (2010) Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. *Global Ecol. Biogeogr.* 19, 174-184.
- PERES-NETO, P. R., LEGENDRE, P., DRAY, S. & BORCARD, D. (2006) Variation partitioning of species data matrices, estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87, 2614-2625.
- PETERSON, D. L. & PARKER, V. T. (1998) *Ecological scale, theory and applications*. New, York, Columbia University Press, 608p.
- PRADO, V. H. M. (2006) Similaridade ecológica em comunidades de girinos, o papel de componentes históricos (filogenéticos) e contemporâneos (ecológicos). Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) São José do Rio Preto, Instituto de Biociências. UNESP, 151p.
- QUINN, G. P. & KEOUGH, M. J. (2002) Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, United Kingdom. 537p.
- R CORE TEAM (2012) R, A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.

- RESETARITS, W., BINCKLEY, C. A. & CHALCRAFT, D. R. (2005) *Habitat selection, species interactions, and processes of community assembly in complex landscapes*. In Holyoak, M., M. A. Leibold & R. D. Holt (eds), *Metacommunities, Spatial dynamics and ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago, 374-398.
- RICKLEFS, R. E. (2004) A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecol. Lett.* 7, 1-15.
- ROSSA-FERES, D. C. (1997) Ecologia de uma comunidade de anfíbios anuros da região noroeste do Estado de São Paulo, microhabitat, sazonalidade, dieta e nicho multidimensional. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas, Zoologia) Rio Claro, Instituto de Biociências. UNESP, 178p.
- SEMLITSCH, R. D. & BODIE, J. R. (2003) Biological criteria for buffer zones around wetlands and riparian habitats. *Conserv. Biol.* 17, 1219-1228.
- SKELLY, D. K., FREIDENBURG, L. K. & KIESECKER, J. M. (2002) Forest canopy and the performance of larval amphibians. *ESA*. 83, 983-992.
- SMITH, M. A. & GREEN, D. M. (2005) Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation, are all amphibian populations metapopulations? *Ecography* 28, 110-128.
- STRAUß, A., RANDRIANAINA, R. D., VENCES, M. & GLOS, J. (2013) Species distribution and assembly patterns of frog larvae in rainforest streams of Madagascar. *Hydrobiologia* 702, 27-43.
- SUTHERLAND, J. P. (1974) Multiple stable points in natural communities. *Am. Nat.* 108, 859-873.
- TILMAN, D. (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75, 2-16.
- TUOMISTO, H., RUOKOLAINEN, K. & YLI-HALLA, M. (2003) Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, 299, 241-244.
- VELLEND, M. (2010) Conceptual Synthesis in Community Ecology. *Q. Rev. Biol.* 85, 183-206.
- VORMISTO, J., SVENNING, J. C., HALL, P. & BALSLEY, H. (2004) Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in terra firme forests in the western Amazonian basin. *J. Ecol.* 92, 577-588.
- WARNES, G. R., BOLKER, B. & LUMLEY, T. (2013) gtools, Various R programming tools. R package version 3.0.0. Disponível em, <http://CRAN.R-project.org/package=gtools>
- WALSH, C. & MAC NALLY, R. (2012) hier part, Hierarchical Partitioning. R package version 1.0-3. Disponível em, <http://CRAN.R-project.org/package=hier.part>
- WELLS, K. D. (2007) *The ecology and behavioral of amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago, EUA. 1148p.
- WILLIAMS, P., WHITFIELD, M., BIGGS, J., BRAY, S., FOXA, G., NICOLET, P. & SEAR, D. (2003) Comparative biodiversity of rivers, streams, ditches and ponds in an agricultural landscape in Southern England. *Biol. Conserv.* 115, 329-341.
- WINEGARDNER, A. K., JONES, B. K., NG, I. S., SIQUEIRA, T. & COTTENIE, K. (2012) The terminology of metacommunity ecology. *Trends Ecol. Evol.* 27, 253-254.

- WINEMILLER, K. O. (1989) Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuelan ilianos. *Environ. Biol. Fish.* 26, 177–199.
- ZUUR, A. F., IENO, E. N. & ELPHICK, C. S. (2009) A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods Ecol. Evol.* 1, 3-14.

APÊNDICE

Apêndice 1. Localização e características dos corpos d' água amostrados no PESM - núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP.

Ponto GPS	Localidade	Coordenada	Tipo	Hidroperíodo	Localização
244	PESM-Picinguaba	23°21'14.90"S 44°46'1.00"O	Riacho de Encosta	Permanente	Interior de Floresta Contínua
245	PESM-Picinguaba	23°21'14.90"S 44°46'1.00"O	Riacho de Encosta	Permanente	Interior de Floresta Contínua
Rio-1	PESM-Picinguaba	23°21'40.20"S 44°61'5.90"O	Riacho de Encosta	Permanente	Interior de Floresta Contínua
188	PESM-Picinguaba	23°22'4.50"S 44°46'41.00"O	Riacho de Planície	Permanente	Interior de Floresta Contínua
195	PESM-Picinguaba	23°21'34.00"S 44°47'3.50"O	Riacho de Encosta	Permanente	Interior de Floresta Contínua
222	PESM-Picinguaba	23°21'4.60"S 44°48'49.50"O	Riacho de Encosta	Permanente	Interior de Floresta Contínua
199	PESM-Picinguaba	23°20'42.60"S 44°50'52.20"O	Riacho de Planície	Permanente	Interior de Floresta Contínua
206	PESM-Picinguaba	23°21'48.00"S 44°49'21.80"O	Brejo	Temporário	Interior de Floresta Contínua
243	PESM-Picinguaba	23°21'48.10"S 44°49'17.40"O	Brejo	Temporário	Interior de Floresta Contínua
246	PESM-Picinguaba	23°21'34.60"S 44°50'2.20"O	Poça	Permanente	Área Aberta
258	PESM-Picinguaba	23°21'33.50"S 44°50'01.80"O	Brejo	Permanente	Área Aberta
257	PESM-Picinguaba	23°21'14.10"S 44°48'54.10"O	Brejo	Temporário	Interior de Floresta Contínua
262	PESM-Picinguaba	23° 21' 50"S 44° 49' 36"O	Poça	Permanente	Área Aberta

Apêndice 2. Anfíbios anuros registrados na fase larvária (girinos) nos corpos d'água amostrados no PESM - núcleo Picinguaba, Ubatuba, São Paulo.

Família	Tipo de corpo d'água	Espécie
Bufonidae	Lêntico	<i>Rhinella ornata</i> (Spix 1824)
Centrolenidae	Lótico	<i>Vitreorana uranoscopa</i> (Müller 1924)
Cycloramphidae	Lótico	<i>Cycloramphus boraceiensis</i> (Heyer 1983)
	Lótico	<i>Thoropa taophora</i> (Miranda-Ribeiro 1923)
Hylidae	Lêntico/Lótico	<i>Aplastodiscus eugenioi</i> (Carvalho-e-Silva 2005)
	Lêntico	<i>Bokermannohyla</i> aff. <i>hylax</i>
	Lêntico	<i>Dendropsophus elegans</i> (Wied-Neuwied 1824)
	Lêntico	<i>Dendropsophus minutus</i> (Peters 1872)
	Lêntico	<i>Hypsiboas albomarginatus</i> (Spix 1824)
	Lêntico	<i>Hypsiboas faber</i> (Wied-Neuwied 1821)
	Lêntico	<i>Scinax</i> aff. <i>timbamirim</i>
	Lótico	<i>Scinax</i> aff. <i>angrensis</i>
	Lêntico	<i>Scinax argyreornatus</i> (Miranda-Ribeiro 1926)
	Lêntico	<i>Scinax hayii</i> (Barbour 1909)
	Lêntico	<i>Scinax perereca</i> (Pombal, Haddad & Kasahara 1995)
	Lêntico	<i>Scinax trapicheiroi</i> (Lutz & Lutz 1954)
	Lótico	<i>Hylodes asper</i> (Müller 1924)
Hylodidae	Lótico	<i>Hylodes phyllodes</i> (Heyer & Cocroft 1986)
Leptodactylidae	Lêntico	<i>Leptodactylus latrans</i> (Steffen 1815)
Leiuperidae	Lêntico	<i>Physalaemus atlanticus</i> (Haddad & Sazima 2004)
Microhylidae	Lêntico	<i>Elachistocleis</i> aff. <i>ovalis</i>

Apêndice 3. Distância média entre corpos d'água lânticos em área aberta e interior de floresta.

Distância medida entre corpos d'água localizados em:	Distância média (metros)
Área aberta	~576,6
Área fechada	~790,6
Entre corpos d'água em área aberta e área fechada	~991,3

CAPÍTULO 2

Comparação entre gradientes ambientais contínuos e
descontínuos revelam diferentes efeitos das
características ambientais na diversidade de girinos

Será submetido à Oecologia

COMPARAÇÃO ENTRE GRADIENTES AMBIENTAIS CONTÍNUOS E DESCONTÍNUOS REVELAM DIFERENTES EFEITOS DAS CARACTERÍSTICAS AMBIENTAIS NA DIVERSIDADE DE GIRINOS

Lilian Sayuri Ouchi de Melo¹, Thiago Gonçalves-Souza² & Denise de Cerqueira Rossa-Feres³

¹Pós-Graduação em Biologia Animal, Universidade Estadual Paulista (UNESP), R. Cristóvão Colombo, 2265, Jd. Nazareth, 15054-000, São José do Rio Preto, São Paulo, Brasil.(e-mail:sayuriouchi@gmail.com)

² Departamento de Biologia Animal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), CP 6109, CEP 13083-970, Campinas, SP, Brasil.

³Departamento de Zoologia e Botânica, Universidade Estadual Paulista (UNESP), R. Cristóvão Colombo, 2265, Jd. Nazareth, 15054-000, São José do Rio Preto, São Paulo, Brasil, www.ibilce.unesp.br

Resumo

Entender como gradientes ambientais contínuos e descontínuos afetam a estrutura das comunidades de anfíbios anuros é uma questão que permanece pouco explorada. Gradientes ambientais contínuos podem favorecer a diversidade taxonômica, funcional e filogenética por disponibilizar um maior volume de microhabitat e não limitar a dispersão dos girinos ao longo do corpo d'água. Permitindo a ocorrência de espécies com diferentes atributos e pertencente a diversas linhagens. A dispersão de organismos nos gradientes descontínuos formados por microhabitats de corpos d'água lóticos é prejudicada principalmente devido a força e intensidade da correnteza que pode limitar a ocorrência das espécies, de atributos e de linhagens, resultando em baixa diversidade taxonômica, filogenética e funcional. Nosso objetivo foi investigar como gradientes ambientais contínuos (corpos d'água lênticos) e descontínuos (corpos d'água lóticos) de microhabitat afetam a diversidade biológica em comunidades de girinos em uma área de Mata Atlântica no sudeste do Brasil. Aplicamos modelos lineares gerais para verificar a influência das características ambientais sobre três componentes da diversidade: taxonômico, filogenético e funcional. Apesar da alta correlação entre os índices de diversidade cada um deles respondeu de maneira diferente às características ambientais. Verificamos que a correnteza nos gradientes ambientais descontínuos influenciou

positivamente a diversidade funcional. Em ambientes lênticos encontramos uma maior diversidade filogenética em microhabitats com maiores profundidades. Nenhum dos gradientes ambientais influenciou a diversidade taxonômica. Nossos resultados demonstram que nos corpos d'água lênticos a alta diversidade filogenética atrelada a uma baixa diversidade funcional pode ser decorrente de uma grande diversificação de espécies e uma lenta evolução dos atributos funcionais. Enquanto que nos corpos d'água lóticos, sugerimos que os anuros tenham sofrido radiação adaptativa mais rápida e maior diversificação dos atributos, evidenciando uma maior diversidade funcional e menor diversidade filogenética nesses ambientes. Portanto, concluímos que a estruturação das comunidades em gradientes ambientais contínuos e descontínuos sofreu maior influência de processos históricos e evolutivos os quais seguiram rotas diferentes em decorrência do tipo de corpo d'água.

Palavras-chave: diversidade filogenética, diversidade funcional, diversidade taxonômica, Mata Atlântica.

Introdução

Entender os processos que moldam a distribuição das espécies ao longo do espaço e de gradientes ambientais é uma questão central nos estudos de ecologia (Díaz *et al.* 2007; Kraft *et al.* 2008). Dois dos principais processos que influenciam a estruturação das comunidades biológicas em gradientes ambientais são a dispersão e os filtros ambientais (Chase 2003; Vellend 2010). A dispersão influencia a composição de espécies via invasão e colonização das comunidades. A filtragem ambiental é um processo que seleciona espécies com características adequadas às condições locais, favorecendo, desse modo, a coexistência de espécies com semelhanças fisiológicas e ecológicas (Mayfield *et al.* 2009). Poucas espécies conseguem ocupar todos os ambientes disponíveis, e via dispersão precisam alcançar ambientes com condições mínimas para sobrevivência e reprodução (Holyoak *et al.* 2005).

Tradicionalmente os estudos avaliam como a diversidade e composição de espécies variam ao longo de gradientes ambientais. Por exemplo, Werner *et al.* (2007) demonstraram que a variação das características abióticas (e.g., cobertura vegetal) tem forte efeito sobre a riqueza de girinos. Porém, utilizar somente a riqueza de espécies pode representar uma perda de informação a respeito do efeito dos processos biogeográficos e evolutivos na estruturação das comunidades (Meynard *et al.* 2011; Winter *et al.* 2013). No início dos anos 90, o desenvolvimento das abordagens filogenética e funcional trouxeram novo horizonte para os estudos em biologia da conservação (May 1990; Keddy 1992; Faith 1992) que, por sua vez, influenciaram a inclusão desses componentes da diversidade em estudos de ecologia de comunidades (Safi *et al.* 2010; Cianciaruso 2011; Pavoine & Bonsall 2011). Em particular, esses estudos têm se concentrado em testar como gradientes ambientais influenciam a co-

ocorrência de espécies baseado na estrutura taxonômica, filogenética e funcional (Webb *et al.* 2002; Pillar & Duarte 2010; Pavoine & Bonsall 2011). No entanto, os resultados testando a relação entre os diferentes componentes da diversidade e suas respostas aos gradientes ambientais são ainda inconsistentes (Devictor *et al.* 2010; Münkemüller *et al.* 2012).

Em ambientes aquáticos, o fluxo da água é uma das principais características que diferenciam corpos d'água lóticos e lênticos (Lampert & Sommer 2007). Nas regiões tropicais, como a Mata Atlântica, devido à grande disponibilidade de corpos d'água lênticos (e.g. poças e brejos) e à pressão de seleção exercida pela correnteza, uma menor diversidade taxonômica é esperada em corpos d'água lóticos (Wells 2007; Strauß *et al.* 2013). A velocidade da correnteza e o fluxo unidirecional da água nos corpos d'água lóticos criam microhabitats isolados (Apêndice 1) como demonstrado para diferentes características ambientais ao longo do gradiente longitudinal em riachos em região temperada (Burschsted *et al.* 2010). Alguns organismos são incapazes de se dispersar entre esses microhabitats, especialmente rio acima e, como resultado, a descontinuidade dos ambientes lóticos pode influenciar a distribuição das espécies, bem como de seus atributos ou linhagens (e.g., Lampert & Sommer 2007; Markert *et al.* 2010). Em geral, os trechos sem correnteza ou com correnteza fraca formam microhabitats que são preferencialmente ocupados por macroinvertebrados bentônicos, girinos, larvas de salamandra e peixes (Statzner *et al.* 1998; Baumgatner *et al.* 1999; Wells 2007; Strauß *et al.* 2010). Além disso, alguns estudos sugerem que a força da correnteza seleciona organismos com características funcionais que diminuem o gasto energético como, por exemplo, corpo deprimido (Statzner *et al.* 1998), musculatura caudal bem desenvolvida (McDiarmid & Altig 1999), boca ventral e olhos dorsais (Van Buskirk 2009). Desse

modo, esperamos encontrar menor diversidade taxonômica e funcional em corpos d'água lóticos. Adicionalmente, os anuros com modo reprodutivo ligado a corpos d'água com água corrente representam linhagens mais derivadas (Duellman & Trueb 1986), com um menor tempo de diversificação dos clados, o que pode implicar em menor diversidade filogenética nesses ambientes.

Por outro lado, a ausência de fluxo d'água e a menor variação espacial nas características dos corpos d'água lênticos permite que os organismos se dispersem livremente por todo o ambiente. A profundidade e a quantidade de vegetação variam de maneira gradual entre os microhabitats, formando um gradiente ambiental contínuo no qual as espécies não encontram barreiras à dispersão (Apêndice 2). Conforme o gradiente de profundidade e vegetação aumenta, um maior volume de microhabitat e, conseqüentemente, maior quantidade de alimento e outros recursos (e.g., abrigo contra predadores) é disponibilizado, podendo resultar na ocorrência de uma maior diversidade taxonômica de espécies. Além disso, microhabitats mais profundos podem comportar espécies bentônicas, neustônicas e nectônicas de diferentes linhagens (Wells 2007) e, portanto, com atributos adaptados para ocorrer em todos os locais da coluna d'água (e.g., nadadeira baixa, corpo achatado, olhos dorsais, etc). Alguns estudos evidenciam que girinos de diferentes linhagens podem seguir rotas evolutivas diferentes no mesmo tipo de poça. Por exemplo, enquanto leptodactilídeos retiveram o uso de microhabitat ancestral, em hilídeos, o uso de microhabitat parece ter evoluído diversas vezes (Eterovick & Fernandes 2001; Richardson 2002). Além disso, o modo reprodutivo ligado aos corpos d'água lênticos é o estado reprodutivo ancestral dos anuros (Duellman & Trueb 1986), o que implica em maior tempo de diversificação e evolução dos clados.

Dessa forma, em gradientes contínuos é provável que exista uma maior diversidade taxonômica, funcional e filogenética nas comunidades de girinos.

Até onde vai nosso conhecimento, não existem estudos verificando a influência de diferentes gradientes ambientais de microhabitat em mais de um componente da diversidade. Mesmo considerando a escala de habitat, a influência de gradientes ambientais sobre diferentes componentes da diversidade biológica (taxonômico, filogenético e funcional) tem sido investigada em poucos estudos (e.g., Devictor *et al.* 2010; Bernard-Verdier *et al.* 2013, Meynard *et al.* 2013; Purschke *et al.* 2013). Em nosso estudo buscamos combinar a diversidade taxonômica, filogenética e funcional com a finalidade de elucidar os processos ecológicos e evolutivos que afetam a estruturação de comunidades de girinos ao longo de gradientes ambientais contínuos e descontínuos em escala de microhabitat local. Para isso, buscamos responder as seguintes perguntas: i) gradientes ambientais contínuos e descontínuos em escala de microhabitat afetam de maneiras distintas esses três componentes da diversidade? ii) Os três componentes da diversidade capturam diferentes informações sobre os processos que influenciam a estruturação de comunidades de girinos? Considerando que corpos d'água lânticos e lóticos possuem dinâmicas hidráulicas distintas, que originam diferentes tipos de gradientes ambientais, esperamos que as características dos microhabitats afetem de maneira diferente os três componentes da diversidade nas comunidades de girinos nesses dois tipos de ambiente.

Metodologia

Área de Estudo

Realizamos as amostragens em uma localidade de Mata Atlântica pertencente ao Parque Estadual da Serra do Mar (PESM) - Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP (44° 50' 52''O e 23° 21' 36''S). A vegetação da área é classificada como Floresta Atlântica ombrófila densa (Morelato & Haddad 2000) e o clima é tropical úmido, sem estação seca (Peel *et al.* 2007).

Delineamento amostral

Realizamos as amostragens entre setembro de 2011 e março de 2012 em 13 corpos d'água não conectados entre si, dos quais seis são lênticos (poças e brejos) e sete lóticos (riachos) (Apêndice 1, cap. 1, pág. 39). Buscamos selecionar locais com diferentes características (e.g. tipos de substrato, quantidade de vegetação e profundidade) que representassem a heterogeneidade ambiental do corpo d'água. Nos corpos d'água lênticos, os locais amostrados estavam distribuídos pela área do corpo d'água e nos corpos d'água lóticos amostramos locais contidos ao longo de um trecho de 100 metros. Em cada tipo de corpo d'água amostramos, no mínimo, quatro locais, com exceção dos meses mais secos (janeiro a março de 2012) quando os corpos d'água lênticos ficaram muito rasos. Neste caso amostramos de um a três locais de acordo com o filme d'água disponível. As amostragens foram realizadas entre 8h e 18h e a sequência de amostragem nos corpos d'água foi sorteada a cada visita.

Caracterização das variáveis ambientais e amostragem dos girinos

Realizamos a escolha dos locais de amostragem em cada corpo d'água com base nas diferentes características ambientais, representando assim, a heterogeneidade do habitat. Efetuamos a caracterização de cada local por meio da determinação de três descritores da estrutura ambiental: porcentagem de cobertura vegetal na superfície, tipo de substrato (rocha, folhiço, areia, argila, matéria orgânica e lama) e profundidade máxima (em centímetros). Para quantificar os dois primeiros descritores, dividimos o espaço ocupado pelo local escolhido para a amostragem em quatro quadrantes. Categorizamos a soma das porcentagens de vegetação e de tipos de substrato em cada quadrante como segue, 1-20%, 21-40%, 41-60%, 61-80% e 81-100%. De acordo com a literatura, esses três descritores são importantes em determinar o uso do microhabitat pelos girinos, pois influenciam de maneira direta a ocorrência das espécies (Kopp & Eterovick 2006; Eterovick *et al.* 2010; Strauß *et al.* 2010).

Nos corpos d'água lênticos amostramos os girinos empregando o método de Alford e Crump (1982). Neste método, o local a ser amostrado é delimitado com um cilindro de metal (32 cm de diâmetro e 70 cm de comprimento) aberto nas duas extremidades, sendo amostrados os girinos confinados no interior do cilindro. O cilindro de metal era mergulhado no corpo d'água com um movimento rápido e suas bordas enterradas no substrato, delimitando o local selecionado para amostragem. Em seguida, verificávamos a existência de espaços entre o cilindro e o substrato por onde os girinos pudessem escapar e, caso algum espaço fosse encontrado, cancelávamos a amostragem e selecionávamos um novo local. Coletamos os girinos com puçá de tela de arame, de formato retangular, malha de 3mm² e dimensões 18 x 10 cm, que foi passado 20 vezes na área delimitada pelo cilindro. Para cada girino coletado, reiniciávamos a contagem

do número de peneiradas. Finalizamos a coleta após 20 peneiradas sem nenhuma captura.

Nos corpos d'água lóticos a amostragem com o cilindro de metal foi inviável em decorrência do substrato rochoso. Dessa forma, após delimitar visualmente o local de amostragem, coletávamos os girinos visualizados com o mesmo puçá de tela de arame utilizado para remover os girinos do cilindro de metal nas poças, durante três minutos em cada local. Em decorrência da transparência da água, era possível visualizar os girinos sobre o substrato dos riachos. Caso algum girino visualizado não fosse capturado, a amostragem era desconsiderada e novo local era selecionado.

Anestesiamos os girinos em solução de benzocaína e, posteriormente, os conservamos em uma solução composta por formalina 15% e álcool 70%, na proporção 1:1. Os exemplares foram depositados na Coleção Científica DZSJRP Amphibia-Tadpoles do Departamento de Zoologia e Botânica da UNESP, campus de São José do Rio Preto, SP.

Atributos funcionais da morfologia externa

Selecionamos os atributos funcionais a partir de atributos morfológicos diretamente relacionados ao modo e local de forrageamento dos girinos (Strauß *et al.* 2010), e que exibem algum grau de resposta às variações ambientais. Tais atributos são normalmente afetados por variações nas características ambientais, sendo considerados “atributos-resposta” (*sensu* Violle *et al.* 2007). Cada atributo selecionado representa uma das três dimensões de nicho consideradas relevantes para a coexistência de espécies aquáticas (Manson *et al.* 2008): 1) habilidade de natação, 2) uso do

microhabitat, 3) alimentação (modo de forrageamento) (Tabela 1). Determinamos cinco atributos-resposta, três quantitativos e dois categóricos (Tabela 1):

Tabela 1. Atributos funcionais utilizados para quantificar a diversidade funcional e sua relação com as dimensões do nicho e descrição da função ecossistêmica desempenhada (adaptado de Mason *et al.* 2008).

Dimensões do Nicho	Atributo funcional	Função
Habilidade de natação	Largura da musculatura caudal	Natação, capacidade de enfrentar correnteza/Amplitude dos movimentos de natação (Wassersug 1989)
Alimentação	Posição da boca	Aquisição de Alimento (Wells 2007)
Microhabitat	Altura da nadadeira dorsal	Preferência vertical na coluna d'água (Altig & McDiarmid 1999)
	Posição dos olhos: dorsal ou lateral	Preferência vertical na coluna d'água (Altig & McDiarmid 1999)
	Compressão Corporal	Preferência vertical na coluna d'água (Altig & McDiarmid 1999).

- Largura da musculatura caudal (LMC, largura da musculatura caudal dividida pela largura do corpo) que está relacionada com a habilidade de natação do girino. Quanto mais larga a musculatura caudal, maior a amplitude dos movimentos natatórios e, desse modo, maior a velocidade e maior a capacidade do girino em enfrentar o fluxo d'água (Wassersug 1989, McDiarmid & Altig 1999);

- Altura da nadadeira dorsal (AND, altura da nadadeira dorsal dividida pela altura da musculatura caudal) que está relacionada com a utilização do microhabitat, uma vez que influencia sua posição na coluna d'água (McDiarmid & Altig 1999). Girinos com nadadeiras dorsais altas geralmente forrageiam na coluna d'água em locais

com vegetação, enquanto girinos com nadadeiras baixas forrageiam próximo ao substrato (McDiarmid & Altig 1999);

- Compressão do corpo (altura do corpo dividida pela largura do corpo). O grau de compressão de corpo está relacionado à utilização do microhabitat e, juntamente com a altura da nadadeira dorsal e a posição dos olhos, influencia a posição na coluna d'água (Wells 2007). Girinos com corpos mais comprimidos são normalmente encontrados próximos ao substrato, enquanto que girinos com um menor grau de compressão dorso-ventral preferem forragear próximos à coluna d'água (McDiarmid & Altig 1999);

- Posição dos olhos (variável binária: dorsal ou lateral). A posição dos olhos também influencia na utilização do microhabitat pelos girinos, determinando sua posição preferida na coluna d'água. No geral, girinos com olhos laterais forrageiam a coluna d'água, enquanto girinos com olhos dorsais preferem forragear o substrato (McDiarmid & Altig 1999);

- Posição da boca (variável categórica: terminal, anteroventral, ventral). A posição da boca determina a alimentação dos girinos. Girinos com bocas terminais são geralmente filtradores ou raspadores da vegetação, e se alimentam de algas em suspensão como o fitoplâncton (Wells 2007). Em contrapartida, girinos com bocas mais ventrais tendem a se alimentar na superfície de rochas e no substrato dos corpos d'água. Esses girinos se alimentam de algas como as diatomáceas (Wells 2007).

Baseamos a determinação dos atributos morfológico por meio da análise de cinco girinos de cada espécie entre os estágios 33 a 38 (Gosner 1960), exceto para *Dendropsophus minutus*, *Hypsiboas faber* e *Bokermannohyla hylax* (n = 3), e de *Vitreorana uranoscopa* (n = 1), espécies com poucos girinos nos estágios de desenvolvimento selecionados.

Construção e datação das árvores filogenéticas

Construímos uma árvore filogenética para as espécies de anfíbios encontradas nos locais amostrados dos corpos d'água lênticos e lóticos (Figura 1). A seleção e ordenação das espécies foi efetuada manualmente, no software Mesquite 2.75 (Maddison & Maddison 2011), com base nas recentes hipóteses filogenéticas propostas para anfíbios (e.g., Faivovich *et al.* 2005; Pyron & Wiens 2011). Estimamos a idade dos ramos em milhões de anos a partir da hipótese filogenética proposta por Wiens *et al.* (2011) e, para obter a idade da raiz utilizamos as hipóteses filogenéticas disponíveis na base de dados pública *The Time tree of Life* (www.timetree.org; Hedges *et al.* 2006; Kumar & Hedges 2011). Para a datação utilizamos o algoritmo *bladj* (*Branch Length Adjuster*) do programa Phylocom 4.2 (Webb *et al.* 2008), que ajusta a idade dos nós conhecidos aos ramos com idade desconhecida por meio da estimativa da idade de diversificação dos clados (veja também Chamberlain *et al.* 2012). Para calcular a diversidade filogenética (veja abaixo) utilizamos a distância em milhões de anos entre as espécies.

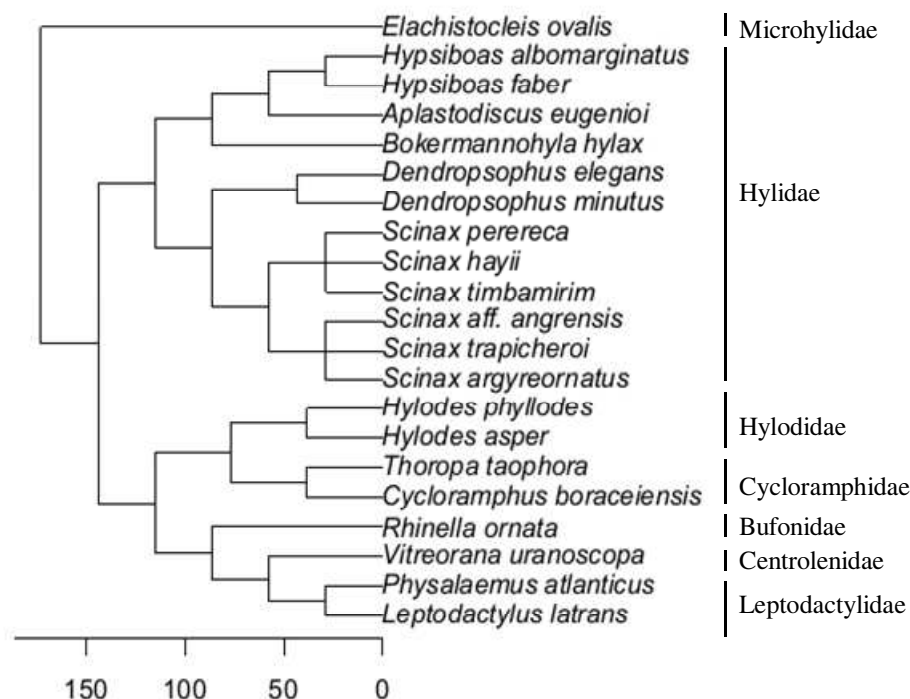


Figura 1. Relações filogenéticas entre os girinos das espécies de anuros registradas nos corpos d'água lânticos e lóticos amostrados em uma área de Mata atlântica no sudeste do Brasil, e estimativa do tempo de divergência das espécies em milhões de anos (baseada em: Faivovich *et al.* 2005, Pyron & Wiens 2011, Wiens *et al.* 2011).

Análises estatísticas

Determinação à posteriori dos Microhabitat

Realizamos a Análise de Discriminantes de Componentes Principais (DAPC; Jombart *et al.* 2010) para agrupar os microhabitats considerando a similaridade nas características ambientais de cada local amostrado (veja acima em Caracterização Ambiental) ao longo do tempo (coletas mensais). A DAPC transforma inicialmente os dados através de Análise de Componentes Principais (PCA). Os componentes principais ortogonais são então submetidos a uma Análise Discriminante (DA) (Jombart *et al.*

2010), que diferencia grupos de vetores (no caso, microhabitats) minimizando a variação dentro de cada grupo. Para isso a DAPC utiliza um modelo de seleção baseado no método de agrupamento *K-means* para identificar e selecionar os agrupamentos de vetores semelhantes (Jombart *et al.* 2010).

Foram formados três agrupamentos de microhabitats pela análise de DAPC (Tabela 2). O agrupamento "1" tem predominância de substrato rochoso e arenoso, com presença de folhiço e de correnteza. O agrupamento "2" tem predominância de substrato de argila e lama, presença de vegetação, ausência de correnteza e maiores profundidades. O agrupamento "3" tem predominância de substrato de lama e matéria orgânica, presença de vegetação, ausência de rochas e de correnteza, microhabitats com menores profundidades (Tabela 2).

Tabela 2. Tipos de microhabitats nos corpos d'água lênticos e lóticos amostrados em uma área de Mata Atlântica no sudeste do Brasil, delimitados pela análise de DAPC de acordo com nove características ambientais.

Tipos Microhabitat	Quantidade de							Profundidade máxima	Velocidade da água
	Argila	Areia	Rocha	Folhiço	Lama	Matéria orgânica	Vegetação		
1	0	0,15	0,23	0,38	0,01	0	0,04	0,2	0,98
2	0,88	0	0,01	0,02	0,9	0,04	0,24	0,27	0,1
3	0,01	0,08	0	0,09	0,34	0,41	0,24	0,14	0,01

Calculamos os valores de diversidade funcional, filogenética e taxonômica a partir dos microhabitats gerados pela DAPC.

Diversidade taxonômica, filogenética e funcional

Calculamos a diversidade alfa taxonômica (TD), filogenética (PD) e funcional (FD) com o índice de entropia quadrática de Rao corrigido (Rao 1982; Jost 2007; de

Bello *et al.* 2010). Este índice permite decompor a diversidade total em inúmeros componentes da diversidade com um mesmo método (de Bello *et al.* 2010). O índice de entropia quadrática de Rao é calculado medindo a distância entre os pares de espécies num espaço N dimensional, no qual N é o número de atributos funcionais ou a idade de diversificação entre os pares de espécie levando em consideração a abundância das espécies (Cianciaruso *et al.* 2009; de Bello *et al.* 2010). Assim, o cálculo da diversidade alfa baseado no coeficiente de Rao é feito como:

$$\alpha_{Rao} = \sum d_{ij}p_i p_j$$

onde d_{ij} é a distância filogenética (ou funcional) entre as espécies i e j , sendo que p_i e p_j representam a abundância relativa de cada espécie do par (Meynard *et al.* 2011). O cálculo da diversidade filogenética (PD) e funcional (FD) se diferencia somente pela medida de distância utilizada na fórmula acima. O índice Rao para diversidade taxonômica é equivalente ao índice de Simpson (Pavoine *et al.* 2004, Botta-Dukát 2005; Ricotta 2005a). No caso da diversidade taxonômica (TD) o índice considera o valor de distância $d_{ij} = 1$ para indivíduos de espécies diferentes e $d_{ij} = 0$ para indivíduos da mesma espécie (de Bello *et al.* 2010; Meynard *et al.* 2011).

Influência das características ambientais do microhabitat na diversidade taxonômica, filogenética e funcional

Utilizamos modelos lineares (lm) para testar a influência das características do microhabitat (valores dos tipos de substrato, quantidade de vegetação e profundidade, consideradas variáveis independentes) sobre os índices de diversidade taxonômica, funcional e filogenética (variáveis dependentes). Os modelos lineares descrevem a

relação existente entre a variável dependente (nesse caso TD, PD e FD, independentemente) e as variáveis independentes (características ambientais dos microhabitats). Para cada modelo linear (TD, PD e FD) aplicamos seleção de modelos *backward* com Critério de Seleção de Akaike (AIC) para comparar todas as combinações das variáveis independentes. Com este procedimento, o menor valor de AIC identifica o melhor subconjunto, o mais parcimonioso, de variáveis explicativas. Desse modo, implementamos os modelos lineares com os subconjuntos de variáveis independentes selecionadas para cada variável dependente (Venables & Ripley 2002).

Para avaliar se os três componentes da diversidade são independentes entre si (baixa associação) ou se possuem alta associação (que indicaria maior capacidade preditiva compartilhada entre os índices) realizamos o teste de correlação de Pearson.

Todas as análises foram realizadas no software R v.2.15.2 (R Development Core Team 2012), com os pacotes "adeget" (Jombart 2008; Jombart & Ahmed 2011), "ape" (Paradis *et al.* 2004), "ade4" (Chessel *et al.* 2004; Dray & Dufour 2007; Dray *et al.* 2007), "FD" (Laliberté & Legendre 2010; Laliberté & Shipley 2011), "ggplot2" (Wickham 2009), "picante" (Kembel *et al.* 2010), "vegan" (Oksanen *et al.* 2012).

Resultados

Registramos 5.394 girinos pertencentes a 21 espécies de anuros. Desse total, encontramos 4.401 girinos pertencentes a 15 espécies em corpos d'água lênticos e 993 girinos de sete espécies em corpos d'água lóticos (Apêndice 2, cap. 1, pág. 40). Nos corpos d'água lênticos encontramos girinos das famílias Hylidae, Leptodactylidae, Bufonidae e Microhylidae, e nos corpos d'água lóticos das famílias Hylidae, Cycloramphidae, Centrolenidae e Hylodidae.

As características ambientais dos microhabitats não influenciaram a diversidade taxonômica (Tabela 3). Porém em corpos d'água lênticos, microhabitats com maior profundidade possuíram maior diversidade filogenética. Enquanto que microhabitats localizados em corpos d'água lóticos abrigaram maior diversidade funcional do que microhabitats de corpos d'água lênticos (Tabela 3).

Tabela 3. Influência das características ambientais dos microhabitats nos três componentes da diversidade nas comunidades de girinos amostradas em uma área da Mata Atlântica no sudeste do Brasil. Diversidade taxonômica (TD), Diversidade Funcional (FD), Diversidade Filogenética (PD), coef (coeficiente de correlação linear), Grau de liberdade (GL), Somatório dos quadrados (SQ), Valor de F (F value), Valor de Significância (P).

	GL	Coef	SQ	F value	P
TD					
Argila	1	-2,842	1,34	2,58	0,136
Folhiço	1	-2,525	0,76	1,47	0,251
Profundidade	1	0,095	1,33	2,56	0,138
Resíduos	11		5,71	-	-
PD					
Argila	1	-2,035	0,58	3,66	0,082
Folhiço	1	-1,508	0,11	0,73	0,413
Profundidade	1	0,084	1,04	6,58	0,026*
Resíduos	11		1,74	-	-
FD					
Cursod'água	1	0,249	0,03	5,14	0,049*
Argila	1	-0,440	0,02	2,66	0,137
Areia	1	-0,795	0	0,75	0,409
Folhiço	1	-0,813	0,01	2,23	0,170
Matéria Orgânica	1	-0,295	0,01	1,80	0,212
Resíduos	9		0,31	-	-

Os três componentes da diversidade foram correlacionados da seguinte forma: diversidade taxonômica e filogenética ($df = 22$, $r = 0,909$, $p < 0,0001$) (Figura 4A), diversidade taxonômica e funcional ($df = 22$, $r = 0,652$, $p < 0,0001$) (Figura 4B) e diversidade filogenética e funcional ($df = 22$, $r = 0,54$, $p = 0,006$) (Figura 4C).

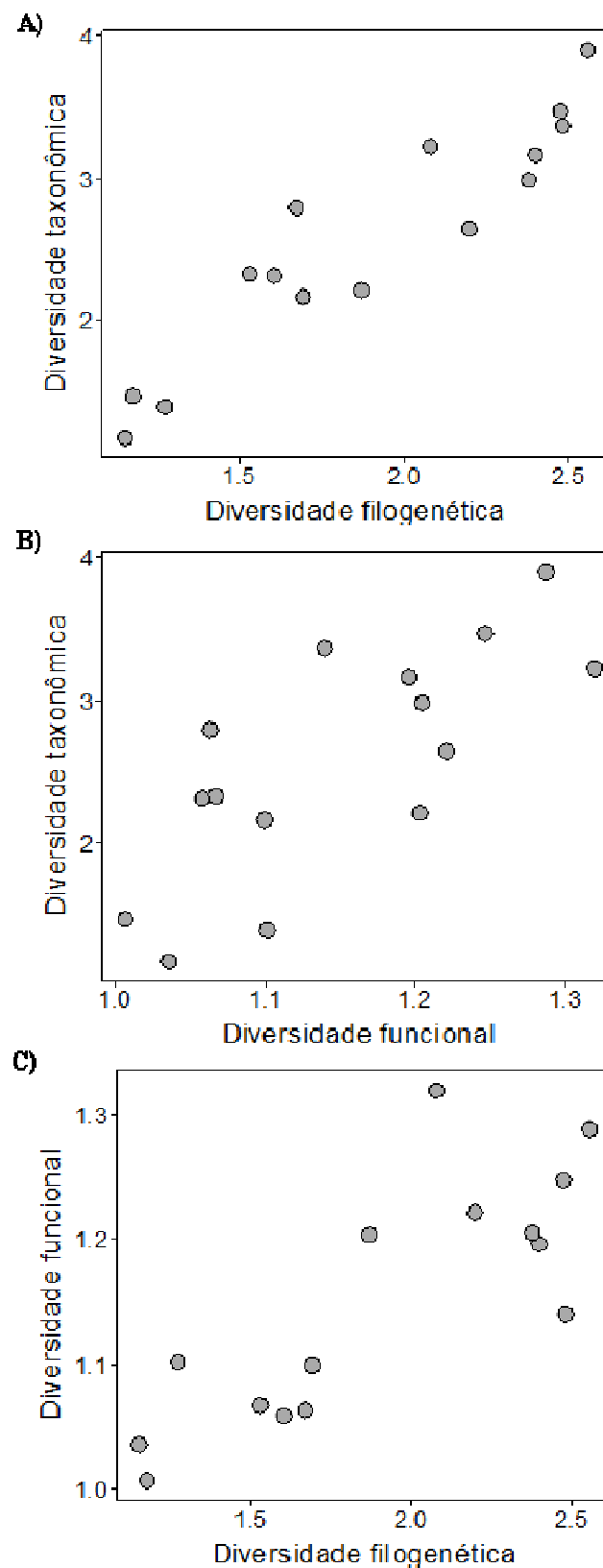


Figura 2. Gráfico da correlação de Pearson entre os três componentes da diversidade em comunidades de girinos de corpos d'água lênticos e lóticos amostrados em uma área de Mata Atlântica no sudeste do Brasil.

Discussão

Apesar da alta correlação entre os índices de diversidade taxonômica, funcional e filogenética, os três componentes da diversidade das comunidades de girinos responderam diferentemente às características ambientais dos microhabitats. Ao passo que a presença de correnteza e a profundidade do corpo d'água influenciaram respectivamente as diversidade funcional e a filogenética, nenhuma das características do microhabitat influenciou a diversidade taxonômica. O resultado obtido evidencia a importância em se considerar mais de uma dimensão da diversidade para elucidar a influência dos processos ecológicos e históricos na montagem das comunidades.

Assim como demonstrado em estudos recentes (Devictor *et al.* 2010; Meynard *et al.* 2011; Purschke *et al.* 2013) encontramos uma forte correlação entre os três componentes da diversidade. Pavoine *et al.* (2013) demonstram que apesar da correlação entre os índices de diversidade funcional e filogenética, a diversidade filogenética é uma fraca preditora da diversidade funcional. Esses resultados nos permite afirmar que mesmo com altos valores de correlação, os diferentes componentes da diversidade disponibilizam informações particulares sobre o efeito dos processos ecológicos e evolutivos na estruturação das comunidades de girinos. Nosso resultado sugere que a diversidade funcional e filogenética são mais sensíveis em detectar as diferenças intrínsecas entre as espécies (e.g., diferenças fisiológicas, comportamentais, evolutivas e de atributos). O que pode ser um reflexo de que incluir a distância evolutiva e de atributos nos métodos de diversidade de fato os tornam mais sensíveis, capazes de detectar informações relacionadas à variação nos gradientes ambientais de maneira mais acurada (Ricotta 2005b; Petchey & Gaston 2006).

Ao contrário do que esperávamos, verificamos que microhabitats localizados em corpos d'água lóticos abrigaram maior diversidade funcional do que microhabitats de corpos d'água lênticos. Corpos d'água lóticos possuem uma variedade muito grande de microhabitats para girinos, desde remansos com fluxo de água lento até quedas com forte fluxo d'água (Wells 2007), resultando em um gradiente descontínuo de microhabitats. A correnteza da água pode ser uma variável limitadora da dispersão dos girinos entre os microhabitats. A ampla variedade de microhabitats provavelmente selecionou atributos morfológicos particulares a cada tipo de microhabitat favorecendo a evolução de diferentes atributos morfológicos (Duellman & Trueb 1986; Richards 2002), e, conseqüentemente, promovendo maior diversidade funcional nesse tipo de ambiente. Em corpos d'água lóticos em Madagascar, Strauß *et al.* (2010) evidenciaram que a correnteza diminui a diversidade funcional. Por outro lado, os microhabitats dos corpos d'água lênticos formam um gradiente ambiental contínuo e gradual de profundidade, quantidade de vegetação e tipos de substrato, abrigo microhabitats mais semelhantes e sem barreiras físicas impostas pela correnteza à dispersão dos girinos. Essa condição ambiental provavelmente favorece a ocorrência de espécies com atributos morfológicos mais semelhantes, resultando em menor diversidade funcional nas comunidades de girinos dos corpos d'água lênticos, ao invés de favorecê-la. Isso porque provavelmente este tipo de gradiente oferece uma menor pressão de seleção de atributos, uma vez que não varia abruptamente suas características, exigindo uma menor especificidade morfológica para a sobrevivência dos girinos nesse tipo de corpo d'água (Duellman & Trueb 1986; McDiarmid & Altig 1999).

Encontramos que em corpos d'água lênticos a profundidade afetou positivamente a diversidade filogenética. Esse resultado sugere que uma maior profundidade

disponibiliza maior quantidade de recursos como espaço, abrigo contra predadores e alimento aos girinos, favorecendo linhagens que forrageiam tanto na coluna d'água (e.g., Hylidae, Microhylidae), quanto sobre o substrato (e.g., Bufonidae, Leptodactylidae) (McDiarmid & Altig 1999). Girinos bentônicos de pequeno tamanho principalmente da família Leptodactylidae, que tem uma história evolutiva conservada (Eterovick & Fernandes 2001; Andrade *et al.*, 2007), ocorrem nas margens rasas, e tanto girinos nectônicos quanto bentônicos de maior tamanho, ocorrem nas partes mais profundas, principalmente da altamente diversificada família Hylidae (Eterovick & Fernandes 2001; Andrade *et al.* 2007). Esses padrões distintos de evolução de características morfológicas nas famílias Leptodactylidae e Hylidae provavelmente contribuem para o aumento na diversidade filogenética ao longo do gradiente ambiental contínuo. Estudos recentes têm sugerido que o aumento na diversidade filogenética aumenta o potencial evolutivo das espécies para se adaptarem as modificações no ambiente (Mouquet *et al.* 2012; Meynard *et al.* 2011). Como os corpos d'água lênticos são efêmeros e podem secar, comunidades compostas por espécies filogeneticamente distantes possuem maior probabilidade de persistência (Winter *et al.* 2012). Portanto, a profundidade é um fator chave em corpos d'água lênticos porque está inversamente relacionado com a probabilidade do corpo d'água secar e, desse modo, esses corpos d'água podem ser colonizados por espécies com maior potencial evolutivo para se adaptarem às mudanças ambientais (Winter *et al.* 2012).

Além disso, a relação positiva entre diversidade filogenética e profundidade do microhabitat pode ser explicada pelo tempo de diversificação das linhagens em corpos d'água lênticos. Tem sido demonstrado que os modos reprodutivos mais primitivos dos anfíbios anuros estão ligados a corpos d'água lênticos (Duellman & Trueb 1986). No

entanto, mesmo que as espécies tenham se diversificado mais em corpos d'água lênticos (maior diversidade filogenética), é provável que tenha havido uma conservação do nicho das espécies, ou seja, uma menor diversificação nos atributos das espécies mais aparentadas, o que pode explicar o baixo valor de diversidade funcional. Provavelmente esse resultado se deu em consequência do gradiente contínuo e suave das características dos microhabitats nos corpos d'água lênticos, que não apresentam limitação a dispersão, como a correnteza da água, ao deslocamento dos girinos e, portanto, à seleção de microhabitats. Portanto, a alta diversidade filogenética atrelada a uma baixa diversidade funcional nos corpos d'água lênticos pode ser decorrente de uma grande diversificação de espécies e uma lenta evolução dos atributos funcionais. Por outro lado, os modos reprodutivos encontrados em corpos d'água lóticos são mais recentes do que os modos reprodutivos de ambientes lênticos e terrestres (Duellman & Trueb 1986), pois a ocupação de corpos d'água lóticos exige modos reprodutivos altamente especializados (Duellman & Trueb 1986). Sugerimos que girinos de corpos d'água lóticos tenham sofrido radiação adaptativa mais rápida e maior diversificação dos atributos o que resultou na maior diversidade funcional e menor diversidade filogenética nesses ambientes (Safi *et al.* 2011).

Nossos resultados evidenciam que investigar como os gradientes ambientais afetam os componentes da diversidade (taxonômica, filogenética e funcional) de fato é capaz de fornecer informações mais robustas sobre a estruturação das comunidades, possibilitando uma melhor compreensão da influência dos processos ecológicos e evolutivos. Apesar dos três componentes da diversidade terem sido correlacionados, cada componente capturou uma informação diferente sobre a estruturação das comunidades de girinos em corpos d'água lênticos e lóticos em Mata Atlântica. Este

resultado demonstra que ambientes mais instáveis como os corpos d'água lênticos abrigam maior diversidade filogenética, que pode refletir em maior potencial evolutivo para suportar mudanças ambientais imprevisíveis. Portanto, concluímos que a estruturação das comunidades em gradientes contínuos e descontínuos de microhabitat sofreu maior influência de processos históricos e evolutivos que provavelmente seguiram rotas evolutivas diferentes em consequência do tipo de corpo d'água, lêntico ou lótico.

Referências

- ALFORD, R.A. & CRUMP, M.L. (1982) Habitat portioning among size classes of larvae southern leopard frog *Rana utricularia*. *Copeia*, 2, 367-373.
- BAUMGARTNER, M., WARINGER, A. & WARINGER, J. (1999) Hydraulic microdistribution patterns of larval fire salamanders (*Salamandra salamandra salamandra*) in the Weidlingbach near Vienna, Austria. *Freshwater Biology*, 41, 31-41.
- BERNARD-VERDIER, M., FLORES, O., NAVAS, M.L. & GARNIER, E. (2013). Partitioning phylogenetic and functional diversity into alpha and beta components along an environmental gradient in a Mediterranean rangeland. *Journal of Vegetation Science*, 24, 877-889.
- BOTTA-DUKÁT, Z. (2005) Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 16, 533-540.
- BURCHSTED, D., DANIELS, M., THORSON, R. & VOKOUN, J. (2010) The river discontinuum: applying beaver modifications to baseline conditions for restoration of forested headwaters. *BioScience*, 60, 908-922.
- CHAMBERLAIN, S.A., HOVICK, S.M., DIBBLE, C.J., RASMUSSEN, N.L., VAN ALLEN, B.G., MAITNER, B.S. *et al.* (2012) Does phylogeny matter? Assessing the impact of phylogenetic information in ecological meta-analysis. *Ecology Letters*, 15, 627-636.
- CHASE, J.M. (2003) Community assembly: when should history matter? *Oecologia*, 136, 489-498.
- CHESSEL, D., DUFOUR, A.B. & THIOULOUSE, J. (2004) The ade4 package-I- One-table methods. *R News*, 4, 5-10.
- CIANCIARUSO, M.V. (2011) Beyond taxonomical space: large-scale ecology meets functional and phylogenetic diversity. *Frontiers of Biogeography*, 3, 87-90.
- CIANCIARUSO, M.V., SILVA, I.A. & BATALLA, M.A. (2009) Diversidade filogenética e funcional: novas abordagens para a ecologia das comunidades. *Biota Neotropica*, 9, 93-103.
- DE BELLO, F., LAVERGNE, S., MEYNARD, C.N., LEPŠ, J. & THUILLER, W. (2010) The spatial partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth. *Journal of Vegetation Science*, 21, 992-1000.
- DEVICOR, V., MOUILLOT, D., MEYNARD, C., JIGUET, F., THUILLER, W. & MOUQUET, N. (2010) Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters*, 13, 1030-1040.
- DÍAZ, S., LAVOREL, S., DE BELLO, F., QUÉTIER, F., GRIGULIS, K. & ROBSON, M. (2007) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 20684-20689.
- DRAY, S. & DUFOUR, A.B. (2007) The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22, 1-20.
- DRAY, S., DUFOUR, A.B. & CHESSEL, D. (2007) The ade4 package-II: Two-table and K-table methods. *R News*, 7, 47-52.
- DUELLEMAN, W.E. & TRUEB, L. 1986. *Biology of amphibians*. London, Johns Hopkins University Press. 670p.

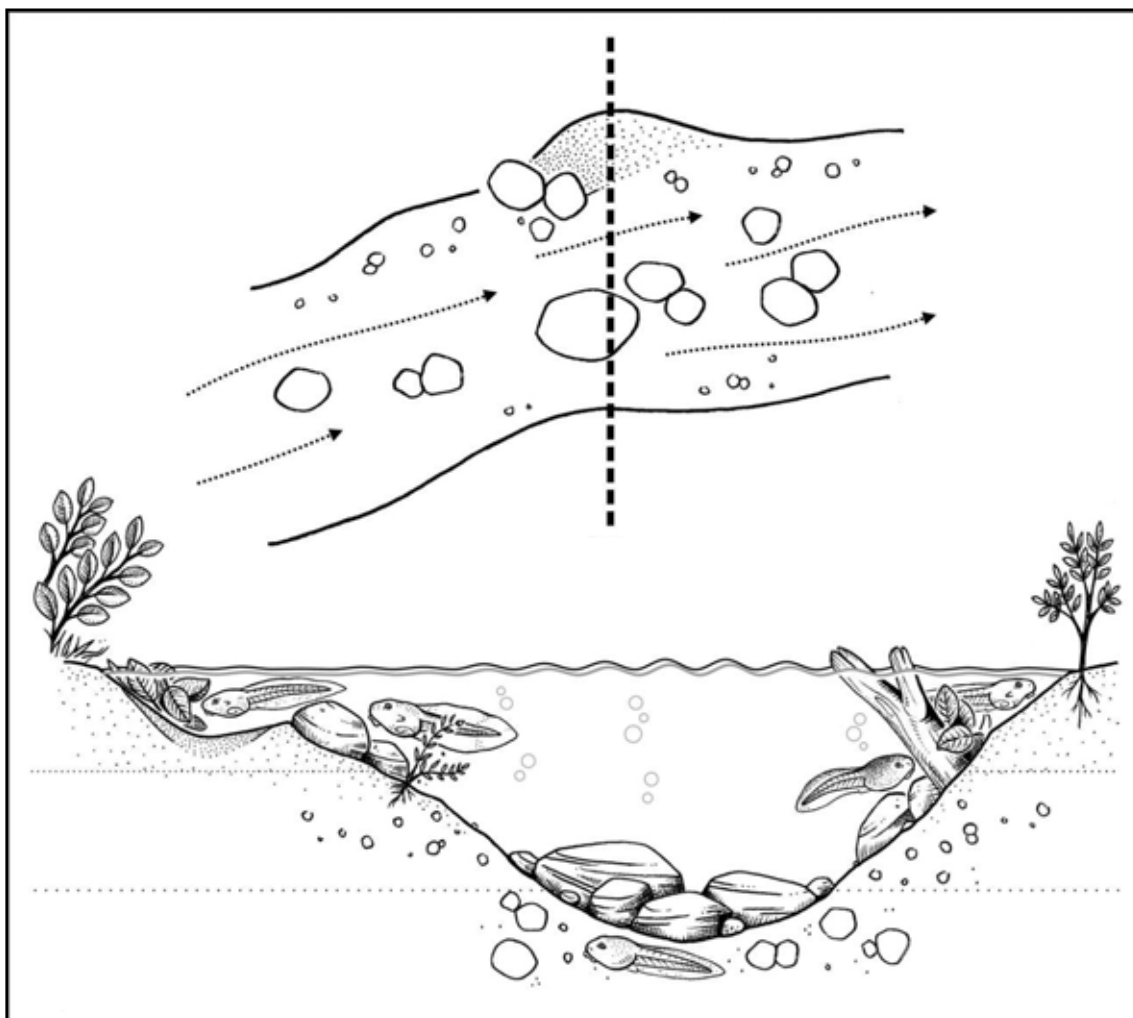
- ETEROVICK, P.C. & BARATA, I.M. (2006) Distribution of tadpoles within and among Brazilian streams, the influence of predators, habitat size and heterogeneity. *Herpetologica* 62, 365-377.
- ETEROVICK, P.C. & FERNANDES, G.W. (2001) Tadpole distribution within montane meadow streams at the Serra do Cipó, southeastern Brazil, ecological or phylogenetic constraints? *Journal of Tropical Ecology*, 17, 683-693.
- ETEROVICK, P.C; RIEVERS, C.R; KOPP, K; WACHLEVSKI, M; FRANCO, B.P; DIAS, C.J; BARATA, I.M; FERREIRA, A.D.M; AFONSO, L.G. (2010). Lack of phylogenetic signal in the variation in anuran microhabitat use in Southeastern Brazil. *Evolutionary Ecology*, 24, 1-24.
- FAITH, D.P. (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61, 1-10.
- FAITH, D.P. (2008) Threatened species and the potential loss of phylogenetic diversity: conservation scenarios based on estimated extinction probabilities and phylogenetic risk analysis. *Conservation Biology*, 22, 1461-1470.
- FAIVOVICH, J., HADDAD, C.F.B., GARCIA, P.C.A., FROST, D.R., CAMPBELL, J. A. & WHEELER, W.C. (2005) Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 294, 1-240.
- GOSNER, K.L. (1960) A simplified table for staging anuran larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16, 183-189.
- HEDGES, S.B., DUDLEY, J. & KUMAR, S. (2006) Time Tree: a public knowledge-base of divergence times among organisms. *Bioinformatics*, 22, 2971-2972.
- HOLYOAK, M., M. A. LEIBOLD & R. D. HOLT.(2005) Metacommunities, Spatial dynamics and ecological communities. University of Chicago Press, Chicago, 374-398.
- JOMBART, T. (2008) adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics*, 24, 1403-1405.
- JOMBART, T. & AHMED, I. (2011) adegenet 1.3-1: new tools for the analysis of genome-wide SNP data. *Bioinformatics*, doi: 10.1093/bioinformatics/btr521
- JOMBART, T., DEVILLARD, S. & BALLOUX, F. (2010) Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. *BioMed Central Genetics*, 11, 94.
- JOST, L. (2007) Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88, 2427-2439.
- KEDDY, P.A. (1992) A pragmatic approach to functional ecology. *Functional Ecology*, 6, 621-626.
- KEMBEL, S.W., COWAN, P.D., HELMUS, M.R., CORNWELL, W.K., MORLON, H., ACKERLY, D.D., BLOMBERG, S.P. & WEBB, C.O. (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26, 1463-1464.
- KOPP, K. & ETEROVICK, P.C. (2006) Factors influencing spatial and temporal structure of frog assemblages at ponds in southeastern Brazil. *Journal of Natural History*, 40, 1813-1830.
- KRAFT, N.J.B., VALENCIA, R. & ACKERLY, D.D. (2008) Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322, 580-582.

- KUMAR, S. & HEDGES, S.B. (2011) TimeTree2: species divergence times on the iPhone. *Bioinformatics*, 27, 2023-2024.
- LALIBERTÉ, E. & LEGENDRE, P. (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299-305.
- LALIBERTÉ, E. & SHIPLEY, B. (2011) FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-11.
- LAMPERT, W. & SOMMER, U. (2007) *Limnoecology: The ecology of lakes and streams*. 2^a Ed. United States, Oxford University Press. 324p.
- MADDISON, W. & MADDISON, D. (2011) Mesquite: a modular system for evolutionary analysis, version 2.5. 2007. Disponível em: <<http://mesquiteproject.org/mesquite/download>>
- MARKERT, J.A., SCHELLY, R.C. & STIASSNY, M.L.J. (2010) Genetic isolation and morphological divergence mediated by high-energy rapids in two cichlid genera from the lower Congo rapids. *BioMed Central Evolutionary Biology*, 10, 149.
- MASON, N.W.H., LANOISELÉE, C., MOUILLOT, D., WILSON, J.B. & ARGILLIER, C. (2008) Does niche overlap control relative abundance in French lacustrine fish communities? A new method incorporating functional traits. *Journal of Animal Ecology*, 77, 661-669.
- MAY, R.M. (1990) Taxonomy as destiny. *Nature*, 347, 129-30.
- MAYFIELD, M.M., BONI, M.F. & ACKERLY, D.D. (2009) Traits, habitats, and clades: identifying traits of potential importance to environmental filtering. *The American Naturalist*, 174, E1-E22.
- MCDIARMID, R.W. & ALTIG, R. (1999) *Tadpoles*. University of Chicago Press, Chicago, London, p. 444.
- MEYNARD, C. N., DEVICTOR, V., MOUILLOT, D., THUILLER, W., JIGUET, F. & MOUQUET, N. (2011) Beyond taxonomic diversity patterns: how do alpha, beta and gamma components of bird functional and phylogenetic diversity respond to environmental gradients across France? *Global Ecology and Biogeography*, 20, 893-903.
- MOUQUET, N., DEVICTOR, V., MEYNARD, C.N., MUNOZ, F., BERSIER, L. F., CHEVE, J. *et al.* (2012) Ecophylogenetics: advances and perspectives. *Biological Reviews*: 000-000.
- MORELLATO, L.P.C. & HADDAD, C.F.B. (2000) Introduction: the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica*, 32, 786-792.
- MÜNKEMÜLLER, T., DE BELLO, F., MEYNARD, C.N., GRAVEL, D., LAVERGNE, S., MOUILLOT, D. *et al.* (2012) From diversity indices to community assembly process: a test with simulated data. *Ecography*, 35, 468-480.
- PARADIS, E., CLAUDE, J. & STRIMMER, K. (2004) APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20, 289-290.
- PAVOINE, S. & BONSTALL, M.B. (2011) Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological Reviews*, 86, 792-812.
- PAVOINE, S., DUFUR, A.B. & CHESSEL, D. (2004) From dissimilarities among species to dissimilarities among communities: a double principal coordinate analysis. *Journal of Theoretical Biology*, 228, 523-537.
- PEACOR, S.D. & WERNER, E.E. (1997) Trait-mediated indirect interactions in a simple aquatic food web. *Ecology*, 78, 1146-1156.

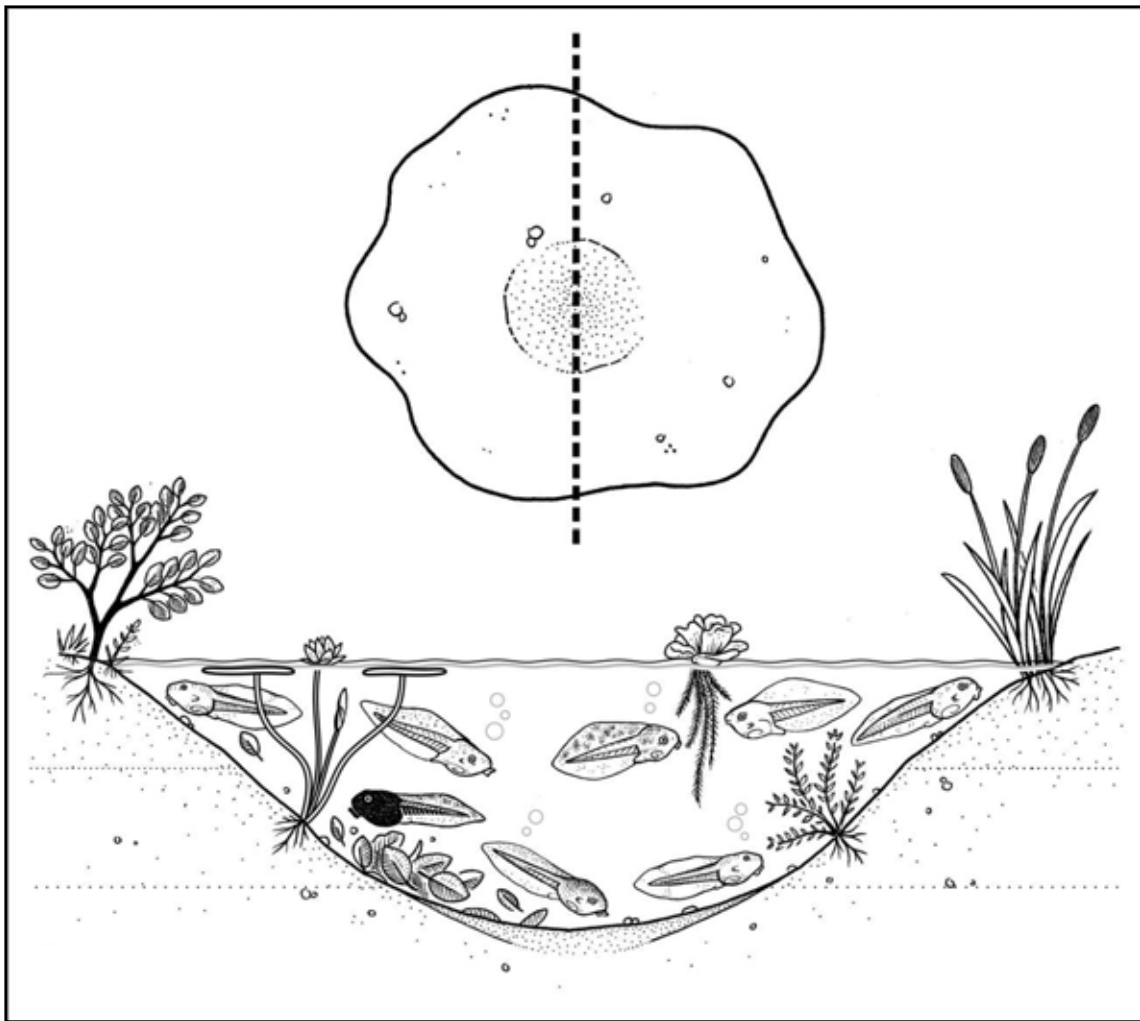
- PEEL, M. C., FINLAYSON, B.L. & MCMAHON, T.A. (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*, 11, 1633-1644.
- PETCHEY, O.L., EVANS, K.L., FISHBURN, I.S. & GASTON, K.J. (2007) Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology*, 76, 977–985.
- PETCHEY, O.L. & GASTON, K.J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters*, 9, 741-758.
- PILLAR, V.D. & DUARTE, L.D.S. (2010) A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecology Letters*, 13, 587-596.
- PURSCHKE, O., SCHMID, B.C., SYKES, M.T., POSCHLOD, P., MICHALSKI, S.G., DURKA, W. *et al.* (2013) Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: insights into assembly processes. *Journal of Ecology*, 101, 857–866.
- PYRON, R.A & WIENS, J.J. (2011) A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61, 543-583.
- RAO, C.R. (1982) Diversity and dissimilarity coefficients – a unified approach. *Theoretical Population Biology*, 21, 24–43.
- RICHARDS, S.J. (2002) Influence of flow regime on habitat selection by tadpoles in an Australian rainforest stream. *Journal of Zoology*, 257, 273–279.
- RICHARDSON, J.M.L. (2002) A comparative study of phenotypic traits related to resource utilization in anuran communities. *Evolutionary Ecology*, 16, 101-122.
- RICOTTA, C. (2005a) Additive partitioning of Rao's quadratic diversity: a hierarchical approach. *Ecological Modeling*, 183, 365-371.
- RICOTTA, C. (2005b). Through the jungle of biological diversity. *Acta Biotheoretica*, 53, 29-38.
- SAFI, K., CIANCIARUSO, M.V., LOYOLA, R.D., BRITO, D., ARMOUR-MARSHALL, K. & DINIZ-FILHO, J.A.F. (2011) Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 366, 2536-2544.
- STATZNER, B., GORE, J.A. & RESH, V.H. (1988) Hydraulic Stream Ecology: Observed Patterns and Potential Applications. *Journal of the North American Benthological Society*, 7, 307-360.
- STRAUß, A., REEVE, E., RANDRIANIAINA, R.D., VENCES, M. & GLOS, J. (2010) Research article The world's richest tadpole communities show functional redundancy and low functional diversity: ecological data on Madagascar's stream-dwelling amphibian larvae. *BioMed Central Ecology*, 10, 12.
- STRAUß, A., RANDRIANIAINA, R.D., VENCES, M. & GLOS, J. (2013) Species distribution and assembly patterns of frog larvae in rainforest streams of Madagascar. *Hydrobiologia*, 702, 27-43.
- SWENSON, N. G., ENQUIST, B. J., PITHER, J., THOMPSON, J. & ZIMMERMAN, J. K. (2006) The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics. *Ecology*, 87, 2418-2424.
- TRAVIS, J. (1994) Evaluating the adaptive role of morphological plasticity. In: *Ecological morphology: integrative organismal biology*. Wainwright, P.C. & Reilly (eds). v. 101. Chicago, University of Chicago Press. p. 99-122.

- VAN BUSKIRK, J. (2009) Getting in shape: adaptation and phylogenetic inertia in morphology of Australian anuran larvae. *Journal of Evolutionary Biology*, 22, 1326-1337.
- VENABLES, W.N. & RIPLEY, B.D. (2002) *Modern applied statistics with S*. 4 Ed. Springer. 494p.
- VIOLLE, C., NAVAS, M. L., VILE, D., KAZAKOU, E., FORTUNEL, C., HUMMEL, I. & GARNIER, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882-892.
- WASSERSUG, R.J. (1989) Locomotion in Amphibian Larvae (Or "Why Aren't Tadpoles Built like Fishes?"). *American Zoologist*, 29, 65-84.
- WEBB, C.O., ACKERLY, D.D. & KEMBEL, S.W. (2008) Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Phylogenetics*, 24, 2098-2100.
- WEBB, C.O., ACKERLY, D.D., McPECK, M.A. & DONOGHUE, M.J. (2002) Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 475-505.
- WELLS, K.D. (2007) *The ecology and behavioral of amphibians*. Chicago, The University of Chicago Press. 1148p.
- WERNER, E.E., SKELLY, D.K., RELYEA, R.A. & YUREWICZ, K.L. (2007) Amphibian species richness across environmental gradients. *Oikos*, 116, 1697-1712.
- WICKHAM, H. (2009) *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. Springer, New York.
- WIENS, J.J., PYRON, R.A. & MOEN, D.S. (2011) Phylogenetic origins of local-scale diversity patterns causes of Amazonian megadiversity. *Ecology Letters*, 14, 643-652.
- WINTER, M., DEVICTOR, V. & SCHWEIGER, O. 2013. Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we? *Trends in Ecology and Evolution*, 28, 199-204.

APÊNDICE



Apêndice 1. Ilustração da estrutura ambiental e ocorrência de espécies em corpos d'água lóticos. (Ilustrador: Raduan Alexandre Soleman)



Apêndice 2. Ilustração da estrutura ambiental e ocorrência de espécies em corpos d'água lânticos.
(Ilustrador: Raduan Alexandre Soleman)

Considerações finais

- Nossos resultados indicam que a estruturação das comunidades, mesmo em escalas locais, é mais influenciada por processos relacionados a dinâmica espacial devido à limitação na capacidade de dispersão dos adultos do que a processos relacionados ao nicho, como a seleção de microhabitat pelos girinos.
- A composição de espécies na fase larvária depende da capacidade dos adultos em alcançar ambientes apropriados para reprodução sendo, assim, fortemente influenciada por limitações à dispersão dos adultos, como indicado pela influência das variáveis espaciais.
- A riqueza de anuros girinos é influenciada pela seleção de características ambientais dos microhabitats (porcentagem de vegetação em corpos d'água lânticos e porcentagem de areia em lóticos) que determinam o grau de sucesso no desenvolvimento larvário.
- Atributos funcionais distintos são selecionados em corpos d'água lóticos devido a disponibilidade de tipos diferentes de microhabitats.
- A estruturação das comunidades em gradientes contínuos e descontínuos de microhabitat sofreu maior influência de processos históricos e evolutivos os quais provavelmente seguiram rotas evolutivas diferentes em consequência do comportamento hidráulico de cada tipo de corpo d'água.
- Investigar como os gradientes ambientais contínuos e descontínuos afetam os componentes da diversidade (taxonômica, filogenética e funcional) é capaz de fornecer informações mais robustas sobre a estruturação das comunidades, possibilitando uma melhor compreensão da influência dos processos ecológicos e evolutivos.